林試研報 Bull. Gov. For. Exp. Sta. No. 297, 1977　　59〜104

アカマツ林における菌根菌—マツタケ—の微生物生態学的研究 IV

菌類社会におけるマツタケのシロ

小　川　眞[(1)]

Makoto Ogawa: Microbial Ecology of Mycorrhizal Fungus—*Tricholoma matsutake* (Ito et Imai) Sing. in Pine Forest IV
The Shiro of *T. matsutake* in the fungal community

要　旨：京都市近郊の75年生アカマツ林においてマツタケのシロを含む環境の調査を行い，マツタケのシロ周辺における高等菌類の生態とその相互関係をしらべた。

古生層グレイチャートを母材とする土壌は表面浸蝕を過去にうけたEr型土壌で，アカマツの生育は不良であった。尾根の植生はアカマツ—コバノミツバツツジ型で，林床には地衣が繁茂した。中腹ではアカマツ—ヒサカキ型に移行しはじめており，林床植生は小かん木と草本性植物にかわった。堆積腐植の量も尾根から中腹へと増加し，アカマツその他の根量も比例的に変化した。アカマツの表層土壌中の細根量は林齢と相関しており，マツタケのシロ形成がもっともふえる25〜35年生の林では細根と若い主根の量がA層に増加し，林齢の上昇にともなって，マツタケが生息するA〜B層でのアカマツ細根量は減少した。

一方林内に発生する高等菌類の位置を地図上におとし，その推定占有面積を求め，子実体発生量とあわせて優占種を決定する方法をつくった。これによると，尾根ではマツタケとそれに近似する生活型をもつ鉱質土層生息性で寄生的菌根を形成する菌のグループが，中腹では腐生性菌とホウキタケのシロが優占した。このような高等菌類相の変化は植生や土壌の変化に対応した。マツタケの害となる菌は生息領域の類似する菌根性菌であり，10種以上にのぼった。

マツタケのシロの形態，大きさからシロ形成年代とシロ形成最盛時をもとめ，植生，土壌，高等菌類の生態と関連づけてみると，マツタケがアカマツ林の成林過程で起こる菌類遷移の中間段階，すなわち，寄生性の菌根菌が一時に増加する際に侵入する菌であることが明らかとなった。

目　　次

1977年4月21日受理　　土壌—16　For. Soils—16
(1) 土じょう部

序

マツタケのシロの土壌中における形態，シロの季節的な生長過程，シロの齢，シロの齢と林齢との関連などについては第Ⅰ報[8]に報告した。マツタケの基質を供給する菌根の形態的特徴と段階区分および菌根とアカマツの根のシロ内部における分布，他の植物の根および有機物の分布などについては第Ⅱ報[9]に報告した。また，マツタケのシロ内外における土壌微生物相の変化，その季節的な動き，菌根上のマツタケの生態的地位などについては第Ⅲ報[10]に報告した。これらの報告の中でもふれたように，マツタケは鉱質土層に生息し，アカマツの根に寄生的性質のつよい菌根を形成増殖させ，その生息領域から土壌細菌や多くの土壌菌類を排除して，生態的に安定した社会を形成している。

このようなマツタケのシロは一般に土壌条件としては悪いとされる尾根沿いに集中的に形成され，アカマツ林内に一様に分布することはまれである。このことはマツタケのシロ形成時の条件がかなり特殊であり，マツタケの生活にとって必要となる条件，とくに根の量と質，他の微生物の分布，土壌条件などがマツタケを受け入れる状態になっているところに集中的に形成されるものと考えられる。また，マツタケのシロ形成は一般に15～20年生林で始まり，子実体発生は20～25年頃から上昇し，40～50年で最高に達し，70～80年以上で急速に低下するとされる。もちろん，立地条件，マツの生育状態などによって，この林齢との関係は一定ではない。シロの形成はおおよそ15～25年の間にはじまり，年々シロ数は増加するが，40年以降にシロが増加することはまれである。

シロは形成された時から消滅に至るまで完全円となって拡大生長することは少なく，多くの場合，重合したり，部分的に消滅したりしながら生長する。シロの一部がくずれ始めると，老齢なシロの場合には急速に消失することがある。子実体の発生が数年にわたってとまり，まれに回復することはあっても，多くの場合，環状にもどることはない。

このようなマツタケのシロの生態的な特性が何に起因するかをシロ内部の構造，構成から検討するだけでなく，アカマツ林の生態系と関連づけてみることも必要である。とくにマツタケのシロのアカマツ林における増殖，マツタケのシロの保護，マツタケの適地の選定などにあたってはアカマツ林の微生物相の一環としてマツタケを考えることが必要である。マツタケおよび一般の微生物の生活を規定する要因について，また，微生物相互間の競合について十分な理解がなされなければ，マツタケの増殖および微生物相の調節といった応用的な課題は解決されないであろう。このようなマツタケをめぐる微生物相に関する研究は森林の微生物相を考える上の例としても興味ある対象となるであろう。

アカマツ林は更新後，その成林過程に応じて，林内植生，動物，土壌，微気候なども時間的に変化し，いわゆる林内生態系が複合的に遷移して成林し，消失する。マツタケのシロも林齢というよりむしろこのような林内生態系の遷移に加わって形成され，生長し，消失すると考えられる。同様のことはマツタケだけでなく，アカマツ林に生息する他の微生物の多くについてもいえるはずである。いわば，林内生態系の内の微生物生態系はマツタケにみられるようにつねに流動的であり，多くのものが競合しながら遷移して

いると考えるのが妥当である。マツタケが発生するかしないかというのは，アカマツ林生態系内の微生物生態系，もしくは菌類生態系の遷移にマツタケが入ったか入らなかったかということである。他の菌類についても微生物生態系の特徴を表現する指標となるものが，マツタケ同様あるはずである。

朝田[1] はアカマツの林齢にともなうアカマツ林内生態系の遷移と高等菌類の遷移とが相関するであろうという。また，きのこの発生は微細な環境，ことに水分環境の相違に支配されやすいことに注目して，土壌条件や植生とマツタケ発生との相関を求めようとした。一方，相良[12]は林齢の異なるアカマツ林の高等菌類相を比較し，若齢林と老齢林とで種構成が著しく異なることを認めた。本郷[4]はアカマツ林の高等菌類相を，衣川[5]はマツタケ発生林の高等菌類を各々記録している。増井[6]は菌根菌に関する研究の中で，菌の生態を調査し，アカマツに菌根を形成する数種の菌の生態を報告した。このようにアカマツ林内の微生物相，とくに菌類相の相違が林齢によってことなり，マツタケ発生林の菌類相に何らかの特徴があることは推測されているが，長年にわたる追跡調査が事実上困難であることや詳細な記録がとりにくいこともあって，詳しくは知られていない。

一般土壌微生物相については岡崎[11]が述べているが，マツタケ発生林と不発生林とを比較した結果であり，林齢との関連や微生物相の大きな特徴などは不明確である。同様に発生林と不発生林とのアカマツの生育量，林型，植生，土壌母材，土壌含水量，土壌の物理化学的性質などについての比較を岡崎[11]，田添[13]などが試みているが，マツタケのシロの密度，数などに基礎を置くものでないために，マツタケのシロ形成の良否を左右する原因を適確にとらえることはなされていない。

ここに述べる高等菌類を中心としたマツタケ発生林の生態調査法は現在では各地のマツタケ発生環境の調査に使用されており（未発表），それらの例から，高等菌類を指標として，表層土壌の状態，一般微生物相などを類推することも可能になりつつある。一般土壌微生物と高等菌類との関係やアカマツ林の土壌微生物相については別報する。なお，この報告の一部は既報[7]されている。

1. 調査地の概況

A. 調査地の位置と地形

調査対象とした調査地aは京都市の北郊，京都市左京区岩倉尼吹山にある。この尼吹山は北山の南端にあたり，海抜高約200 m の低い丘陵で，調査用コードラートを設定した尾根は Fig. 1 に示すように南から北へのびる支尾根である。尾根西側の谷には細流があり，東側の岩倉川にそそぐ。西側に比して東側は山裾が耕地につづくためにやや乾燥する。調査地点のある尾根は古生層のグレイチャートを基岩とするが，近辺には硬砂岩の地域もあり，マツタケ山が多い。

西斜面の尾根近くはアカマツ—コバノミツバツツジ林，谷筋はアカマツ—ヒノキ林，谷の細流沿いにはスギ—ミヤコザサ林となる。東斜面の尾根近くはアカマツ—コバノミツバツツジ林，山裾はコナラ—クヌギ林，平地は水田などの耕地となる。アカマツは数代にわたって更新し，古くからマツタケを発生したと思われる。傾斜角は15～20度でほぼ一様になり，凹凸は少ないが，尾根近くには階段状の地形が認められ，尾根の幅は狭い。尾根で乾燥が著しく，斜面を下るにつれて湿潤となり，尾根と谷の乾湿の差は大きい。

B. 土　壌

尾根と中腹とで調査した土壌断面図を Fig. 2 に示す。

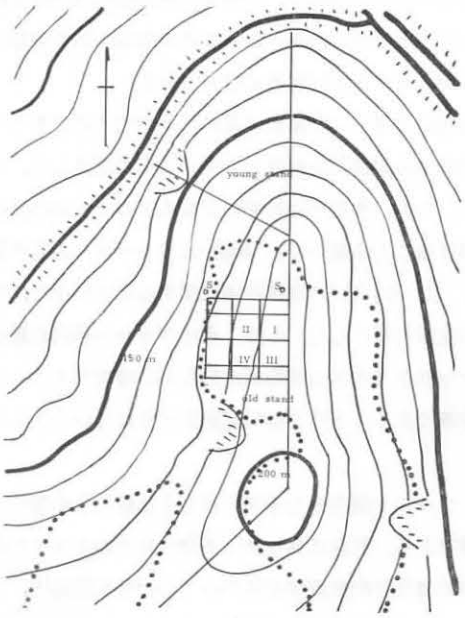


Fig. 1　調査地 a，尼吹山，京都市左京区岩倉
Research area a, Amabukiyama, Iwakura, Kyoto.

菌類相その他の生態調査はこのアカマツ林に設定したコードラートで行なった。菌の生態の詳細な調査もコードラートを含むアカマツ林で行なった。

I〜IV：コードラート，10×10 m，S：土壌断面調査位置，Old stand：70〜80 年生アカマツ林，Young stand：10〜15 年生アカマツ林，点線でかこまれた範囲にシロが高頻度に認められた。

The quadrates for the survey of fungal flora and the other ecological studies were set in this area. Most of observations on fungal ecology were carried out here.

I〜IV：10×10 m quadrates. S：soil profiles. Old stand：70〜80 years pine forest. Young stand：10〜15 years pine forest. 'Shiro' had been formed with high frequency in the part surrounded by dotted lines.

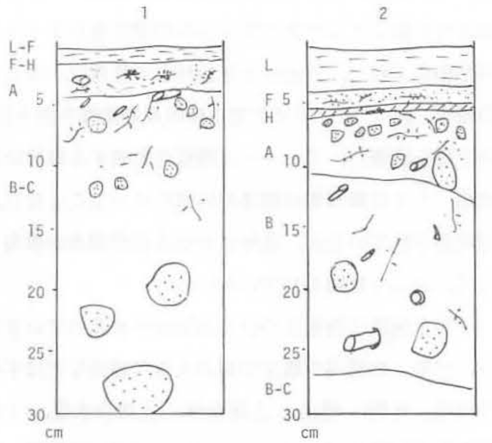


Fig. 2　調査地 a における土壌断面，1965年 9 月調査
Soil profiles in research area a. Sep. 1965.

1：尾根，Er 型土壌，2：斜面，B_A 型土壌
土壌は斜面にそって連続的に変化し，斜面下部では A_0 層の集積と A 層の発達が見られた。

1：ridge, Er soil.　2：B_A soil.
Soil conditions changed continuously from ridge to lower part of the slope. The accumulation of organic matter and the formation of A_0 layer became clear on the lower part of the slope.

基岩は古生層グレイチャートで，尾根や急斜面では所々に露出する。硬砂岩を母材とする所にはコシダやササが多い。土壌は尾根から谷へ Er-B_A-B_B 型土壌の順に連続的に変化するが，植生を考慮すると，尾根，中腹，谷の 3 部の区分がかなり明瞭である。中腹以上は残積土，中腹は部分的にほ行土，中腹以下はほ行土と崩積土である。

尾根：母材の性質によってかなり埴質で，石礫が多いが，孔隙は少ない。全体に乾燥が著しく，表土は流亡しやすいために所によって裸地化し，A_0 層の厚い所でも土壌は未熟である。尾根では一般に A_0 層の分布が不均一で，L 層と F 層の厚さにはなはだしい差がある。土壌型は $Er_{-\alpha}$ 型土壌である。尾根の土壌断面の状態を以下に述べる。断面図は Fig. 2 の 1 である。

L-F：厚さ 1.5〜2.0 cm，アカマツおよび広葉樹の落葉および腐朽葉からなり，菌糸層や菌糸束は認められず，根も少ない。

F–H：厚さ 0.5～1.0 cm，黒褐色の堆積物およびヒメカムリタケの青灰色菌糸層が発達し，菌根化した細根に富む。小礫も多数含み，乾燥する。

A：厚さ 1.5 cm，褐色，腐植の混入は少ない。細粒状構造，堅，壌土，小礫多，白色菌糸束および黄色菌糸束が認められる。細根はこの層と B–C 層上部 5 cm までに集中分布し，それ以下は少ない。B–C 層への推移は明。やや乾燥。

B–C：厚さ 40～50 cm，黄褐色，腐植に乏しい。特別の構造を認めない。堅，壌土，礫多，菌糸はほとんど認められない。細根は上部 5 cm 以下には認められない。やや乾燥，pH (H_2O) は 4.8。

基岩は深さ 50 cm で現われる。アカマツの根は B–C 層上部にも分布するが，他の植物の根は F–H および A 層に限られる。また，地表には地衣と蘚類がコロニーを作り，草本性植物が点在する。

中腹：母材は尾根と同一であるが，平坦地は少なく，小階段状の地形が認められる。L–F 層の分布は尾根に比してかなり均一となり，乾燥程度も弱く，土壌は尾根にくらべて，かなり熟成している。土壌型は B_A 型土壌である。

土壌断面図は Fig. 2 の 2 に示す。断面は以下に記載する通りである。

L：厚さ 4 cm，アカマツと広葉樹の落葉。

F：厚さ 1～2 cm，同上の腐朽葉。白色の菌糸や菌糸束が認められ，アカマツの細根も多く，フォーク状の菌根が形成される。ツツジその他のかん木の根がネット状になる。尾根にくらべると，やや湿潤である。

H：厚さ 0.5～1.0 cm，ショウゲンジの灰白色菌糸層があり，細根，菌根，菌糸束などが多い。ヒノキの根も認められる。この層の内部は湿潤で，小礫を含む。

A：厚さ 5～12 cm，暗褐色，細粒状構造が発達，壌土，しよう，小礫を含み，孔隙に富む。細根や菌根，菌糸束などが多い。B 層への推移は明，やや乾，pH (H_2O) は 4.5。

B：厚さ 15～20 cm，黄褐色，細粒状構造，壌土，軟，孔隙にとむ。根系は尾根の B–C にくらべると多いが，菌糸は認められない。B–C への推移は明，やや湿潤，pH (H_2O) は 5.0。

B–C：厚さ 80 cm～，黄色，マッシブ，壌土，堅，孔隙に乏しい。細根や菌糸は認められない。やや乾燥，pH (H_2O) は 5.0。

B–C 層：1 m 以下でも基岩は現れない。大角礫多く，堅密度は高く，やや乾燥，孔隙は少なく，カベ土状構造で壌土。細根や菌糸は認められない。土壌の pH (H_2O) は 5.0 である。

谷筋では土壌は B_B もしくは Im 型土壌となり，ササを林床植生とするスギ林になる。

この林分の土壌は典型的なせき悪林土壌とその回復移行型であり，近年の放置によって土壌は徐々に成熟しつつある。

C. 植　生

このアカマツ林は尾根に 80 年以上の老齢樹を残して天然下種によって更新させた林で，平均樹齢 75 年である。定期的に伐採更新が繰り返され，若齢林時代には間伐や下刈りも行われたと思われるが，現在では放置されている。

尾根のアカマツは生育不良，樹高 5～6 m，枝下高 3～4 m，胸高直径 6～20 cm と上長，肥大生長がともに悪く，樹幹は屈曲し，樹皮は厚い。被圧木，枯死木が多く，樹冠幅の最大が 4 m，最小が 2 m 程度であるために樹冠は重合しない。着葉量は少なく，葉身長は平均 5 cm で，こまかく分岐した小枝が多

い。立木密度はヘクタール当たり2,000〜2,500本である。

中腹のアカマツは尾根に比べてやや生育良好，樹高8〜11 m，枝下高6〜8 m，胸高直径20〜30 cm，樹冠幅は4〜8 m となる。現在でも幾分上長生長が認められるが，枯死木，風倒木などが多く，着葉量が少ないために樹冠は重合しない。立木密度はヘクタール当たり2,000本以下。

谷筋のアカマツは生育良好，樹高10〜15 m もしくはそれ以上に達し，枝下高8 m 前後，胸高直径25〜35 cm である。樹幹は屈曲せず，樹皮はうすく，赤味がつよい。立木密度はヘクタール当たり1,000本以下，マツクイムシの被害木や風倒木が多い。

アカマツの生長量が尾根と谷で明瞭に異なり，他の植物もそれに応じて変化する。

10数年前のマツタケの最盛期には現在より他の植物の量が少なかったというが（浜田博士談），現在では樹高3〜4 m に達するものが多く，密度も高くなり，2段林を形成する。

尾根の中層木としてはネズ，ネジキ，ソヨゴ，ヒサカキ，コナラ，コバノミツバツツジ，モチツツジ，ナツハゼなど，下層木としてはカクミノスノキ，ソヨゴ，コバノミツバツツジ，モチツツジ，シャシャンボ，ヒサカキなどが多い。林床の裸地ではハナゴケなどの地衣類，ノガリヤス，チガヤ，ススキなどが点在し，A_0 層の厚い所ではコバノミツバツツジやソヨゴのほふく枝，イワナシ，ヤマウルシ，カクミノスノキなどが多い。所によってコシダがまばらに現れる。

中腹は尾根に比べて密度も高く，生長も良好であり，林内は暗い。中層木としてはソヨゴ，コナラ，ネジキ，カキなど，下層木としてはコバノミツバツツジ，モチツツジ，ソヨゴ，ヒサカキ，ナツハゼ，ネジキ，ツクバネウツギ，カクミノスノキ，シャシャンボなどが多く，ネズは尾根に比べて減少する。林床にはわい性かん木とツルアリドオシ，イヌツゲ，イワナシなどが多く，コバノミツバツツジのほふく枝は減少する。部分的にウラジロが点在する。中腹では尾根と異なってヒノキが中層木として稀に入ることがある。

谷筋ではヒノキが増加し，過去に下刈りがなされていたために中層木や下層木はなくなり，林床にサカキ，ヒサカキ，シキミなどが認められる。

アカマツの稚樹は尾根や中腹にかなり多く分布するが，1〜2年で枯死する。ヒノキ，ヤマウルシ，ネズ，コナラなどの稚樹も広く分布する。

D．マツタケのシロ

マツタケのシロは尾根に集中分布し，斜面中腹ではまばらとなる。分布状態は不均一でシロの密集地域は局在する。

尾根のマツタケのシロは形成年代が早く，シロが密集していたために，現在では子実体が点状に発生し，大部分の地域がイヤ地化している。現在では子実体の発生が中腹で見られるが，量は少ない。谷筋ではほとんど発生せず，シロ密度は従来から低い（浜田博士談）。この山では最近7か年の間に子実体発生量が急激に低下し，発生は線状や点状になっており，衰退期のシロが多く，若いシロは見られない。コードラート内のシロについては後述する。

E．高等菌類

高等菌類の発生状態を地形，植生などと関連づけてみると，尾根にはヒメカムリタケ，アミタケ，ヌメリイグチ，キアブラシメジ，シシタケ，マツタケモドキ，ニシキタケ，ハツタケ，キチチタケ，ツチカブリなどの菌根性菌が島状に群生して分布し，マツタケのシロと重ならない。これらはH〜A層からA層に

主として生息する。落葉層（L層）にはハイイロナメアシタケ，ケコガサ，ワサビカレバタケ，モリノカレバタケ，サクラタケなどが発生する。尾根の平坦地にはハリタケ属の菌，マツタケモドキ，シシタケなどのシロが点在する所もある。

中腹ではショウゲンジ，キチチタケ，キイロイグチ，ツバアブラシメジ，ヌメリササタケ，その他の *Cortinarius* 属の菌，ガンタケ，ツルタケ，その他の *Amanita* 属の菌，カクミノシメジ，シロカノシタ，ニンギョウタケ，クロイグチ，チャハリタケなどの腐生的性質の強い菌が分布する。落葉につく菌は尾根の場合とほぼ同様である。

コードラート内に発生する菌類については後述する。

2. 生 態 調 査

上述の調査地aに Fig. 1 に示すようにコードラートを設定し，土壌，植生，マツタケのシロおよび高等菌類の分布と生態について詳細な調査を行った。このコードラート内におけるマツタケの発生位置と植生の推移は過去20数年間にわたり，浜田[3]によって観察記録された。子実体の発生位置は杭を立てて標示されていたので発生の経緯やシロの変形その他が十分推測された。

高等菌類子実体の発生位置の変化や植生の推移に関する調査は長期間一定地域において観察記録することが望ましいが，障害も多く実施が困難である。従って，ここに述べる結果は浜田博士の観察記録に著者の5か年にわたる観察結果を補足したものである。一般高等菌類については約2か年間の記録を行ったに過ぎず，生態の総合的な調査には不十分な点が多かった。もっとも理想的な調査は一般微生物相および動物相にわたる広範なものでなければならない。

調査方法

設定したコードラートは 30×30 m で，その内部はさらに 2×2 m の小区に分けられた。植生と菌類の調査はこの全面にわたって行い，土壌と根量に関する調査はコードラート外の林分およびコードラート内の数か所において行った。

A．土壌-A_0 層の分布と根量

A_0 層の分布調査は 2×2 m ワクの交点とその中心点で観察し，A_0 層の厚さを測定した。A_0 層の分布は微生物相との関連が深く，A_0 層内の質的区分を行って測定するのが望ましいが，コードラート内では菌の発生が攪乱される恐れがあるため実施しなった。土壌断面の調査は前述の通りである。

土壌中の根量測定方法は検討段階にあり，ここで述べる方法も最適のものとはいえない。根量調査地点はその場所に地上植物を含まず，アカマツの立木位置から1m以上隔たった所とした。根量調査地点の近辺を 2×2 m のワクでかこみ，内部の立木位置図を作製した。根の採取には 50×50 cm の方形，深さ 5 cm の金属製のワクを用いた。A_0 層とそれ以下とにわけて採取し，L，F，H などの画分を破砕の程度によってわけ，根が含まれる場合は根をとり出し，測定した。A層以下については土壌と根をワクに沿って切断し，ワク内におさまる量を切りとり採取した。必要な場合は数段重ねて採取した。

各ワク内に含まれる根および植物遺体は流水で洗浄してとり出し，アカマツとそれ以外の根に分け，種の同定を行った。アカマツの根は太さによって区分し，重量も絶乾状態にして測定した。アカマツ以外の根は種ごとに一括して測定した。A_0 層の各区分および A_0 層以下に含まれる植物遺体も風乾後，絶乾状態にして測定した。アカマツの根については乾燥前に菌根の多少や若い根の本数を記録した。

これらの根量の分布や根の質的差異などの問題には試料の採取や測定の段階でさらに考慮すべき事柄が多いと思われる。

根の表層土壌内における分布状態が林齢と相関し，それがマツタケのシロの生長過程にも大きく関与すると考えられたので，調査地aに隣接する樹齢9〜10年の若齢林分，調査地b*に隣接する樹齢25年のマツタケ発生初期の若齢林分および調査地b，林齢50〜55年においても同様の調査を実施した。これらの結果についても参考として述べる。

B．植　生

アカマツは樹高と胸高直径を毎木調査し，平均値を求めた。枝下高と樹冠幅については最大と最小を測定した。立木密度と頻度は植生図から求め，立木密度は10×10 m ワク当たりの本数，頻度は全ワク数に対するアカマツの出現するワク数の%とした。これらの表示方法は他の植物についても同様に行った。

アカマツ以外の植物についても立木位置図および林床植生図を作製した。樹高は最大値と平均値を求めた。

C．菌　類

マツタケの発生位置は約5か年分の残存した標示杭によって確認し発生位置図を作製した。シロの位置は過去の記録によって実測し，イヤ地部分もシロとしてとり扱った。

一般高等菌類を1967年に年間を通じて調査し，秋と梅雨季には週2回程度重点的に調査を実施した。子実体発生位置図を作製し，種の同定と種ごとの生態の調査を行い，可能なものについては分離培養した。発生位置図から発生本数，菌類の相互関係，高等植物および土壌環境との対応，出現頻度および密度などを読みとった。

1967年の菌類子実体の発生は悪く，不十分な点が多かったので，菌類の発生位置や種類については1967年以前の予備調査結果もあわせて記述する。また，高等菌類の調査は微生物相の調査の一部に過ぎないが，とり扱いの容易な代表例としてみることとする。

一般高等菌類の個々の生態調査は多くの場合隣接する林分および調査地a以外の林分で実施した。この調査では子実体の発生を確認してその位置図を実測により作製し，土壌と根および菌糸を採取し，生息領域の土壌層位，土壌中の菌糸の形態，色，菌糸の結合状態，菌根の有無などを観察記録し，寄主の確認を行った。これらの生態調査にもとづいて菌類の生活型区分を行い，各生態的特徴については略記号を用いて記載した。ここでは各菌の生態についての詳細な観察結果は省略し，コードラート内に高頻度に出現した菌についてのみ記載する。菌類相互の関連についてもコードラート内のものについて述べるにとどめる。

結果と考察

ここに設定したコードラートは30×30 m であったが，ここでは主として北半の10×20 m において実施した調査結果を報告する。Fig. 1 に示すようにⅠは尾根寄り，Ⅱは中腹に位置した。

A．A_0 層の分布と根量

a．A_0 層の分布

A_0 層を構成する種々の有機物は微生物の重要な基質として分解利用されるために，その分布は菌類フロラひいてはマツタケにも大きな影響を与える。シロ形成期のアカマツ林では A_0 層の量が少なく，アカ

＊ 第Ⅰ報[8]参照，京都府船井郡瑞穂町質美下，林齢50〜55年生アカマツ林

マツ林の老化にともなってその量が増加し，L，F，H などの層位が発達するのが常である。

A_0 層の厚さはこのコードラート内で最小 0 cm，最大 8 cm となるので，0～2 cm，2～4 cm，4～6 cm および 6 cm 以上に区分し，Fig. 3，植生図に等高線状に記入した。

尾根沿いの地衣や蘚類の多い所では A_0 層の量が少なく，その下部にはわずかに A 層が認められた。裸地では落葉も少なく，B-C 層が露出した。このような A_0 層の浅い所にはヒメカムリタケやハリタケ，チャハリタケ，シシタケなどの菌根性菌が生息しやすい。一方，カクミノスノキ，モチツツジ，コバノミツバツツジなどのほふくする所では A_0 層がやや厚くなり，ナツハゼ，ネジキ，コナラなどの落葉広葉樹の密生する所やネジキやヒサカキのある所では植物が株状になりやすいために A_0 層はさらに厚くなった。このような A_0 層の厚い所には落葉分解菌やF層に生息する菌根菌が増加した。また，A_0 層は凸状の地形では少なく，A_0 層の圧結が強くなるが，凹状の地形では厚く，軟かく堆積した。

落葉の質的構成も近辺に生育する樹種によって異なり，ソヨゴの落葉の多い所ではハイイロナメアシタケが多いというように菌類の分布にも影響した。アカマツの落葉の多い所には落葉分解性の担子菌類は少なく，子のう菌が増加し，他の植物の落葉と混合しない場所に比べて分解がおくれた。地上植生の少ない所では A_0 層はほぼ一様に分布していたが，密度の高い所では距離の僅かな違いによって変化し，分布は不均一となる傾向があった。

I ではH層に根系を発達させるイヌツゲ，イワナシ，ツルアリドオシなどが少なく，ヒサカキやソヨゴなどの枝も地表をはうことが少ないので全体に A_0 層はうすかった。

中腹よりのⅡはⅠに比べて裸地が少なく，階段状の地形になるため落葉が堆積しやすく，株状の樹の根元やホウキタケのシロがある凹地形の部分で最大の厚さを示した。Ⅱのワクの下方ではH層に環状のシロを形成するシロカノシタが増加し，H層の量は尾根に比べて約2倍となり，湿潤であった。A_0 層の分解と層位の発達は中腹下部になるほど良好であった。

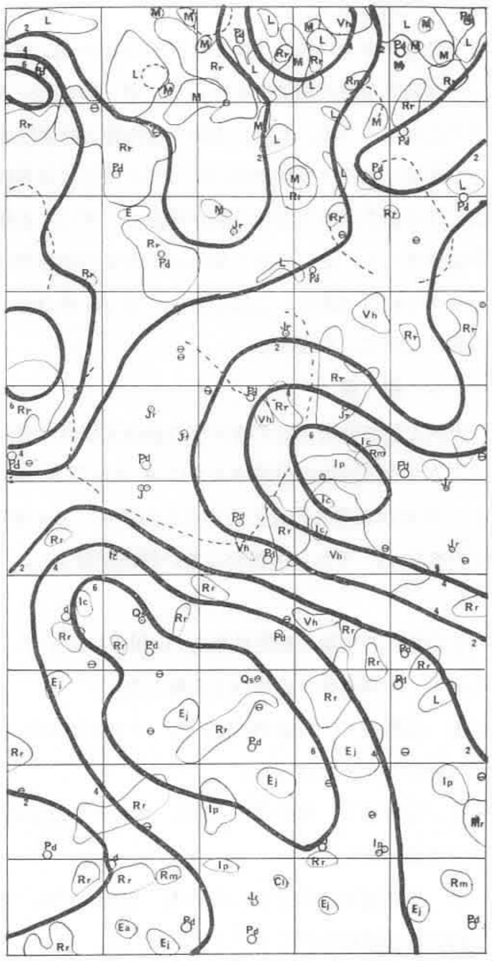


Fig. 3　アカマツその他の植生および A_0 層分布図
Map of vegetation and organic matter in the quadrate I.

太い実線は A_0 層の深さ（cm）別の分布を，細い実線は下層植生によっておおわれた範囲を，点線はマツタケのシロの位置を示す。植物名略号は表2を参照。
Thick lines and numbers represent the depth of A_0 horizon (cm), thin lines the area covered with understory vegetation, and dotted lines the position of 'Shiro' of *T. matsutake* respectively. Refer to Table 2 on the marks of plant species.

マツタケが近年発生した位置近くでは A_0 層は浅く，発生が早く止まってイヤ地化した所では厚かった。シロの中心近くでは A_0 層が厚い場合でもL層が厚く，H層はうすい状態となり，土壌は未熟であった。恐らく，シロ形成期にはほとんど裸地状であったと思われる。

A_0 層の林内における分布状態はアカマツ林のような混合樹林では不均一になりやすく，スギ，ヒノキ，その他の単純林においてはほぼ均一となる。樹種の多様性は微生物に対する基質の多様性となるので，混合樹林では菌の種類も増加する。アカマツ林の場合には乾燥する立地に成林することが多く，微生物活動は湿潤な場合に比べて低くなると思われる。また，A_0 層は基質として働くだけでなく，土壌内環境を調節する役割も果す。

一般にアカマツ林についてはF層の量の A_0 層全量に対する比率の大きさ，すなわち難分解性物質の豊富さは高等菌類の増加をもたらし，H 層の量の A_0 層全量に対する比率の大きさは分解の順調な進行を示すと考えられる。L層においては樹種の特異性が反映して落葉分解菌が葉や枝を単位として分布するが，F層に至ると分解が進行するためにかなり均質となり，菌は層状に広がる。また，F層においては層状になる菌や菌糸束を作る菌が生息しやすくなる傾向がある。H層はF層が更に分解され，微生物遺体も多数含まれて，更に均質となるので微生物の分布はより均一となる。微生物の物質分解力の測定や微生物フロラの検討にあたってはこのような A_0 層の分布とその内部構成を知ることが重要であるが，これらの問題については別報する。

b．根　量

表層土壌に分布するアカマツの根の大部分は菌根化するのが常である。ここではマツタケにとって重要なアカマツの細根は前述のようにA層以下10 cmまでに分布した。マツタケのシロが形成されるためにも，シロが正常に拡大生長するためにも，この範囲にある根の量と質が重要である。根の密度が高いばかりでなく，それらの根から若い側根が発生し，その側根が菌根化する能力を持っていなければならない[9]。

この地点の根量の測定結果を Table 1 に示す。同時に調査地a以外のマツタケ発生アカマツ林の根量も表示し，調査地aの場合と比較した。

① 調査地a　樹齢70〜80年，マツタケのシロは衰退期，試料採取はマツタケのシロを含まない尾根と谷筋の2か所で行った。

② 調査地b　樹齢50〜55年，マツタケのシロは拡大期，試料採取はマツタケのシロを含まない所で，ランダムに行なった。

③ 調査地bに隣接する若齢林，樹齢25年，マツタケのシロは形成期，土壌条件は調査地bと同様，試料採取は尾根沿いにランダムに行った。

④ 調査地aに隣接する若齢林，樹齢9〜10年，マツタケは未発生，恐らく菌根形成期と思われる。土壌条件は調査地aと同様，試料採取は尾根沿いでランダムに行った。

表示した根量等は5〜6点から得た結果の平均値である。各採取ワクに含まれる根量の間の差はかなり大きかった。

①の尾根の A_0 層内にはほとんど根がなく，A層以下5 cmの所にもアカマツの根は少なかった。根の大部分は老化したものであり，若い太い根は全く認められなかった。細根は菌根化したり，枯死したものが多かった。他の植物の根の量は多く，その種類は中腹とかなり異なっていた。根の全量に対するアカマ

Table 1. アカマツの林齢にともなう根と堆積腐植量の変化

The change of amounts of litter and root according to forest age of *P. densiflora*.

Stand / Tree species & layer	① 70～80 years stand				② 50～55 years stand				③ 25 years stand		④ 9～10 years stand	
	Ridge		Slope		A_0 layer		A & B layer					
	Average DW. g.	Fre-quency %	Average DW. g.	Fre-quency %	Average DW. g.	Fre-quency %	Average DW. g.	Fre-quency %	Average DW. g.	Fre-quency %	Average DW. g.	Fre-quency %
L fresh litter	50.5	—	120.0	—	107.0	—	0	—	164.0	—	85.0	—
F fermented litter & humus	32.1	—	65.5	—	122.5	—	26.0	—	78.5	—	101.5	—
Total	82.6	—	185.5	—	229.5	—	26.0	—	242.5	—	186.5	—
Pinus densiflora	5.25	31.4	10.55	29.1	5.6	21.9	9.5	27.5	15.1	43.1	4.7	7.5
Lyonia neziki	2.65	15.8	0	0	2.1	8.2	10.0	28.9	0	0	0	0
Quercus serrata	1.35	8.0	0	0	3.6	14.6	2.5	7.2	2.4	6.8	0.4	0.6
Juniperus rigida	0.80	4.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhododendron spp.	3.50	20.9	6.65	18.3	6.4	25.0	2.7	7.8	6.5	18.6	14.2	22.6
Smilax china	0.30	1.8	0	0	0.1	0.3	0	0	0	0	0	0
Chamaecyparis obtusa	0	0	6.45	17.8	0	0	0	0	0	0	18.0	28.6
Cleyera japonica	0	0	0.85	2.3	0	0	0	0	0	0	0	0
Eurya japonica	0	0	5.85	16.1	0	0	3.8	10.9	1.0	4.6	0	0
Rhus trichocarpa	0	0	0	0	1.5	5.9	0	0	0.1	0.3	0	0
Ilex pedunculosa	0	0	0	0	1.1	4.3	3.7	10.7	0.3	0.8	4.7	7.5
Acer palmatum	0	0	0	0	0.4	1.6	0	0	0	0	0	0
Pteridium aquilinum	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.5	0	0
Grass & herbs	0	0	0	0	0	0	0	0	4.1	11.7	0	0
Debris of *P. densiflora*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.8	14.0
Others	2.85	17.0	5.9	16.3	4.7	18.4	2.4	6.9	4.7	13.4	12.1	19.2
Total	16.7		36.25		25.6		34.6		35.0		62.9	

70～80年生林：調査地 a の老齢林分，シロは衰退期，50～55年生林：調査地 b の壮齢林分，シロは拡大期，シロ形成は約15年前に終了，25年生林：調査地 b の若齢林分，シロは形成期，9～10年生林分：調査地 a の幼齢林分，シロは未形成，試料は1966年から1967年にかけて集められた。平均重量は2～4個の試料からもとめられた2,500 cm^2 当りの乾燥重量，根の頻度は根全量に対する各種の根の重量パーセントである。

70～80 years stand : old stand in research area a. The Shiro number is decreasing. 50～55 years stand : mature stand in research area b. The formation of Shiro have stopped since about 15 years ago. 25 years stand : young stand in research area b. the Shiro number is increasing. 9～10 years stand : younger forest in research area a. There has been found no Shiro formation yet. The samples were collected in 1966 to 1967. Average values mean the dry weight of litter and root per 2,500 cm^2. Frequency of roots means the percentage of dry weight of each species per total weight of roots.

ツの根量は 31.4% であった。

中腹の A_0 層内にもほとんど根がなかった。根の全量に対するアカマツの根量は 29.1% で尾根に比べて多少低くなった。ここでも老化した根が多く，若い根は認められなかった。細根の量も尾根に比べて少なかった。ヒノキの根は 17.8% 混入した。他の植物の根の種類も尾根と異なり，判別不能な断片は 16.3% と尾根の 17.0% にほぼ等しかった。

②の林では A_0 層が厚く，H層が認められ，F，H層にはかなりの量の根が上昇していた。アカマツの根量は全根量の 21.9%，その大部分が細根で，若い根は菌根であった。判別不能の他の植物の根は 18.4% であった。A層以下深さ 5 cm までのアカマツの根量は全根量の 27.5% であった。この層では大部分の根が老化しており，若い太い根はなかった。細根の大部分は菌根化していた。樹種の判別不能なものは 6.9% であり，その他の有機物は ① の場合に比べて多かった。平均的に現れる樹種は A_0 層に比べて少なく，ネジキ，コバノミツバツツジおよびソヨゴに限られた。他の植物の根は通常 A_0 層の発達にともなってFやH層に上昇し，A層以下では減少する傾向があった。

③の林では A_0 層の量は多かったが，未分解のためにH層が少なく，従って，A_0 層内の根量も少なかった。A層以下ではアカマツの根が全根量の 43.1% を占め，その中には発根後 1 ～ 2 年経過した若い太い根が多く，老化した根は少なかった。この若い太い根はアカマツの全根量の 60% を占め，側根を多数発生していた。若い根が多いにもかかわらず，菌根は比較的少なかった。この林齢では生長を持続しうる太い若い根が地表に集中した。このような状態はマツタケのシロ形成にとって望ましいものと思われる。他の植物の根は老齢林の場合と異なって，採取ワクによって種類が異なり，植生の不均一さを根においても示していた。

④のもっとも若い林でも A_0 層の総量が多いわりに H 層がなく，A_0 層内にも根はなかった。ただし，所によっては前代の林のものと思われる板状のH層が見られた。アカマツの根は全根量の 7.5% にすぎなかった。A層以下にはアカマツの太い支持根と若い太い根が各数本含まれていたが，菌根の量は少なかった。また前代のアカマツの腐朽した根が多く，全根量の 14% を占めた。他の植物の根は量的に多く，地上部におけるよりも地下部，表層土壌におけいてアカマツより優勢であった。

以上の測定結果からアカマツの根の土壌表層における分布が林齢や土壌条件によって変わることは明らかである。アカマツは幼齢時には支持根を発生し，これらの根は土壌中に深く入って地表に上昇しない。支持根の発達が十分になると次第に地表に吸収根が上昇し，その量は 20～30 年で最大となり，以後はさほど変化しない。林齢が高くなるに従って A_0 層が発達し，吸収根は主として A_0 層内に発達し，B 層では若い根が減少する。A_0 層内に発達した根は短命なものが多く，菌根となりやすい。一方，樹体の老化にともなって発根量は減少し，ことに若い長命な根は少なくなる。マツタケのように長命な若い根について菌根を長期間形成しつづける必要のある菌にとっては吸収根よりもむしろ生長持続期間が長く，側根を多数発生する若い根が必要となる。菌糸束を形成して菌根を作る一般の菌根菌は短命な側根を菌根化することが多く，このような菌の生活にとっては A_0 層内に側根の量が増加する方が望ましい。従って，根の分布状態とその質的構成はマツタケにとって重要であるばかりでなく，林内における菌類フロラの全般にとっても重要である。マツタケのシロ形成期が 20～30 年，最盛期すなわちシロの拡大期が 30～50 年，シロの衰退期が 70～80 年という一般的傾向も上述の根の分布状態と密接な関係があるといえる。

根の分布量と土壌条件およびシロ密度などとの関係については別報する。

調査地aの老齢林ではアカマツの根が全根量に占める率は高かったが，根の絶対量は50～60年生の林と変らず，25～30年生の林より低かった。質的にも老化した根が多く，若い根は他の場合に比べて著しく少なく，このような根の量的質的低下がマツタケのシロの衰退原因の1つとなっていることは明らかである。また根の減少は菌類フロラにも影響し，腐生性菌の増加をひきおこした。林齢にともなう微生物フロラのサクセッションを考える場合には，A_0層の分布と根量の量的質的変化を物理的環境の変化と関連づけて把握することが必要である。

B．植　生

アカマツの立木位置と林床植生およびすべての樹木の立木位置を Fig. 3 に示す。植生の調査結果を Table 2 に示す。本数密度は10×10 m のコードラート当たりの本数，出現頻度は2×2 m のワク内にある種の植物が現れるワク数の全ワク数に対する％とした。

Iではアカマツの本数が30本，うち生木は19本で枯死木が11本であった。胸高直径の最大26 cm，最小6 cm，平均11.2 cm，樹高の最大8.0 m，最小5.5 m，平均6.8 m，樹冠幅の最大4.5 m，最小1.5 m，平均3.0 m であった。樹幹は高さ3 m 程度の所から屈曲もしくは枝分れし，支持根の発達が地表にとどまり，伸長生長が抑制されたことがわかる。根系調査の結果からも直根の伸びがわるく，支持根は深さ5～10 cm に分布する場合が多かった。樹冠は小さく，葉身長は短く，枝は細かく分岐し，すでに上長生長や枝の伸長生長は停止していた。生育は不良であった。出現頻度は枯死木を含めて76％であったが，生木は44％にすぎず，枯死の状態から推定して，最近20年間に相当数が枯死し，立木密度は低下しつづけていたと思われる。若齢時には立木密度が高く，根量も多く，下層植生が抑制されていたためにマツタケのシロがこのI内に高頻度に形成されたと考えられる。立木密度の低下は下層植生の生長を促し，草本性植物の侵入をひきおこし，A_0層は厚くなるためにアカマツの枯死が直接間接にマツタケのシロの破壊を加速度的に進行させたと考えられる。

IIのアカマツはIに比べてやや生育良好であった。立木密度は枯死木を含めて29，生木の立木密度は16で，Iに比べて枯死率は低かった。胸高直径の最大27 cm，最小6 cm，平均16 cm，樹高の最大12 m，最小8 m，平均10.5 m，樹冠幅の最大6.0 m，最小2.0 m，平均4.5 m であった。樹幹は屈曲せず，樹皮は赤味をおび，上長生長や枝の伸長が認められた。根の生長も良好で，地表に露出しなかった。枯死木の大部分は被圧木であった。出現頻度は68％とIに比べて低く，生木は40.8％であった。マツタケのシロ内部でもアカマツの被圧木が枯死していたが，シロの影響によるか否かは不明である。概観からはシロ内部でアカマツの成木がとくに枯死するといえるような例はなかった。ホウキタケのシロ内部の被圧木はほぼ完全に枯死しており，これは菌の影響のように思われた。根系の小さい樹の場合には根がすべて菌のシロ内部に入る場合もあり，そのような場合にはマツタケの菌根の形態から見て枯死の起こる可能性はあると思われる。

アカマツの被圧木の枯死によってできた樹冠の空間は閉鎖されず，下層植生繁茂の原因となった。アカマツの立木密度の林齢にともなう減少は前述の根量の林齢にともなう減少と関連する。枯死木の増加は土壌中の吸収根の量的減少となり，枯死根の土壌中における増加はアカマツの根を分解する腐生性菌の増加をひきおこし，間接的にもシロの衰退原因となりうる。従って，ある林分のマツタケのシロの健全度はアカマツの林齢と立木密度および枯死率と現存木の生長の良否によってある程度推定することも可能である。

Table 2.　コードラート内の植生，調査地 a，1967

Vegetation in the quadrates. Research area a, 1967

Plots / Plant species		I Density	I Tree %	I Frequency %	II Density	II Tree %	II Frequency %
Pd	*Pinus densiflora*	30(11)	100	76	29(13)	100	68
Jr	*Juniperus rigida*	130	41	96	63	62	88
Co	*Chamaecyparis obtusa*	2	0	8	45	4	48
Ip	*Ilex pedunculosa*	145	12	80	162	31	88
Ej	*Eurya japonica*	112	43	52	295	39	88
Vb	*Vaccinium bracteatum*	13	23	16	40	20	36
Ic	*Ilex crenata*	30	0	24	100	0	72
Clj	*Cleyera japonica*	0	0	0	10	0	16
Caj	*Camellia japonica*	0	0	0	1	0	4
Cb	*Clethra barbinervis*	0	0	0	1	0	4
Dp	*Dicalix prunifolius*	1	0	4	0	0	0
Rr	*Rhododendron reticulatum*	369	38	92	493	53	100
Rm	*Rhododendron macrosepalum*	230	40	76	101	36	72
Rk	*Rhododendron kaempferi*	14	50	12	6	0	8
Vh	*Vaccinium hirtum*	97	0	28	119	9	68
Vo	*Vaccinium oldhamii*	30	50	41	28	35	48
Ln	*Lyonia neziki*	85	68	40	47	51	52
Qs	*Quercus serrata*	18	16	44	13	15	50
Qa	*Quercus acutissima*	0	0	0	1	0	4
Cc	*Castanea crenata*	2	0	8	3	0	8
Dk	*Diospyros kaki*	1	100	4	0	0	0
Ei	*Evodiopanax innovans*	11	18	28	8	25	28
Asc	*Acanthopanax sciadophylloides*	5	0	8	0	0	0
As	*Abelia serrata*	0	0	0	41	5	56
Asb	*A. serrata* var. *buchwaldii*	0	0	0	8	0	12
Ea	*Epigaea asiatica*	13	0	8	9	0	12
Sc	*Smilax china*	168	0	96	139	0	96
Icy	*Imperata cylindrica*	70	0	56	11	0	28
Mr	*Mitchella repens*	0	0	0	33	0	16
Tj	*Tripterospermum japonicum*	0	0	0	1	0	4
Tu	*Tulotis usuriensis*	0	0	0	1	0	4
Pa	*Pteridium aquilinum*	9	0	12	8	0	8
Rt	*Rhus trichocarpa*	124	1	80	190	1	92
Total number			1,110			2,006	
Species number			24			30	

表の左に示した略記号は図 3 に使用した。密度：10×10 m 内の本数，樹木の率は全本数に対する 2 m 以上の高さをもつ樹木の本数のパーセントとして示した。頻度は 2×2 m の小区画の全区画数に対して，ある種の植物が出現する小区画数の率として示した。全区画数は 25。

I and II : plot number. Marks of plant species in this table were used in Figure 3. Density : number of plant in the 10×10 m quadrate. Tree : percentage of trees more than 2 m high per total numbers of each species. Frequency : percentage of the 2×2 m subquadrates in which a certain species appeared per total number of subquadrates, 25.

( ) : dead tree. *Pinus densiflora* : D. B. H. average, 11.2 cm, max. 26, min. 6 cm in plot I.
D. B. H. average 16 cm, max. 27, min. 6 cm in plot II.

アカマツ以外の針葉樹はネズとヒノキであったが，これらの根には通常内生菌根が形成される。ネズやヒノキの根がマツタケのシロの先端にある場合には白色束状の菌糸（マツタケ）がその表面に着生したが，アカマツのような反応を示さず，表皮への菌の侵入もなかった。これらの樹種は明瞭な外生菌根を形成しなかった。根系はアカマツより浅く，H層からA層に多いのが通例であった。

ネズはⅠにおいて稚樹を含めて130本，出現頻度は96%であった。最大のものの根元直径は5 cm であった。樹高2 m 以上の中層木は53本，ネズの全本数の41%であった。Ⅱにおいては全本数が63本，中層木39本とⅠに比べていずれも低かったが，中層木の比率は62%と高かった。Ⅱではネズの稚樹が少なく，わい性のものも少なかった。出現頻度は88%とⅠに比べて低かった。最大のものの根元直径は5.6 cm であった。

ヒノキはⅠに認められなかったが，Ⅱでは稚樹が増加し，中層木が2本認められた。Ⅱの出現頻度はⅠに比べて高く，A_0 層の発達と A 層の発達がヒノキの生長にとって良くなるためと思われた。

常緑広葉樹のうちⅠとⅡに共通したのはソヨゴ，ヒサカキ，シャシャンボおよびイヌツゲであったが，これらの樹種の生育状態もⅠとⅡとでは異なっていた。

ソヨゴの出現頻度はⅠとⅡとで大差がなかったが，中層木の量はⅡにおいて増加した。Ⅱには根元直径10 cm 以上のソヨゴが数本あり，生育は良好で，落葉量も多かった。この樹の土壌の乾湿に対する反応は鋭敏である。

ヒサカキはⅡに多く，出現頻度も高かった。中層木の全本数に対する比率はⅠの方がⅡより高く，ソヨゴと逆にⅠにおいて生育が良好であった。わい性のヒサカキはⅡに多かった。シャシャンボはⅡで増加し，ヒサカキと同様の傾向が見られた。イヌツゲはⅡにおいてⅠの約3倍に増加し，すべてわい性でほふくしていた。クロバイはⅠに，ツバキとリョウブはⅡに各1本ずつ現れた。

落葉広葉樹のうちもっとも多いのはコバノミツバツツジであった。コバノミツバツツジは A_0 層の発達に応じて地表にほふくする場合が多い。

コバノミツバツツジはⅠに比べてⅡで本数が増加し，中層木となるものも多く，Ⅰではわい性の樹や地表をほふくするものが多かった。出現頻度はⅠで92%，Ⅱで100%となり，コードラートのほぼ全面に分布した。モチツツジの出現頻度も高く，ⅠとⅡでほぼ同率となった。本数はⅠで多く，中層木となるものの率はコバノミツバツツジと逆にⅠで高かった。本数ではコバノミツバツツジがⅠで少なく，Ⅱで多いのに反し，モチツツジはⅠで多く，Ⅱで少なかった。両者の和はⅠとⅡとでほぼ同一になることから，これら2者の間には競争関係が認められ，モチツツジの方が光に対する要求が強いと思われた。ヤマツツジは少なく，尾根ではかなり大きい株が見られたが，多くはわい性であり，Ⅱではほとんど見られなかった。

カクミノスノキはⅠとⅡに共通して出現したが，Ⅰではわい性で出現頻度も低いのに対し，Ⅱではやや高くなり，出現頻度も増加した。Ⅱでは上層木が枯死した所に多く，広い面積にわたってほふくしていた。

ナツハゼはⅠとⅡで大差なく，Ⅰでやや生育良好で，かなり一様に分布した。ネジキは本数ではⅠに多く，Ⅱに少なかったが，中層木となったものはⅠにおいて68%を占め，Ⅱにおけるより生育良好であった。ネジキの本数はⅡで少なかったが，出現頻度はⅠより高かった。これはⅠにおいてネジキが株状になり，偏在したためである。

コナラはⅠとⅡとで大差がなかったが，本数には稚樹が多数含まれており，根元直径が12 cm になる

生育良好なものはⅡに 1 本見られたにすぎなかった。コナラは外生菌根を形成しやすく，これがアカマツ林に多数混生する時にはアカマツの菌根菌の他にコナラの菌根菌が増加する場合もある。クヌギはⅡに 1 本，クリはⅠとⅡに見られたが，いずれも幼木であった。

カキは尾根に 1 本あり，樹高は 3 m であった。タカノツメはⅠとⅡに現れたが，少なく，コシアブラはⅠのみに，コツクバネウツギとキバナツクバネウツギとはⅡにのみ現れた。コツクバネウツギの本数は多く，出現頻度も高かった。

イワナシはⅠでは 2 個のワクに，Ⅱでは 3 個のワクに集中した。イワナシのある地域は部分的にやや湿潤で，H 層が見られた。サルトリイバラの出現頻度はⅠとⅡの双方で 96% と高く，一様に分布したが，Ⅰにおいてかなり本数が多かった。サルトリイバラは光の入射する所では良好に生育するが，Ⅱでは葉を数枚つけた程度であった。チガヤはほぼ尾根寄りの裸地に限られ，Ⅱでは上層木が枯死して光が入る所に集中した。ツルアリドオシはⅡの下半分に限って分布し，湿潤な状態を好んだ。これが現れる所では H 層の発達がやや良好であった。ツルリンドウとノヤマノトンボソウもⅡに限って分布したが数は少なかった。ワラビはⅠとⅡでほぼ同様に現れたが，光の入射する所に限られた。地衣類と蘚類は尾根の裸地状の部分において住み分けており，かさならなかった。Ⅱで 1 か所のみ地衣が見られたが，ここでは隣接した所が裸地であった。地衣類とかほん科植物の分布範囲は重複しており，いずれも光と乾燥状態を好むと思われた。

全般についてみると，Ⅰでは 24 種，Ⅱでは 30 種，ⅠとⅡとの共通種は 22 種であった。Ⅱでは種数が増加したが，まれなものが多かった。本数はⅡにおいて高く，Ⅰの約 2 倍となり，中層木がⅡでは 132 本に増加した。Ⅱの方がⅠより植物の生育には適しているといえる。Ⅰで 60% 以上の出現頻度を示したものはネズ，ソヨゴ，コバノミツバツツジ，モチツツジ，サルトリイバラ，ヤマウルシであった。従って，Ⅰの植生型はアカマツ—コバノミツバツツジ型，林床植生は地衣である。Ⅱで 60% 以上の出現頻度を示したものはネズ，ソヨゴ，ヒサカキ，コバノミツバツツジ，モチツツジ，サルトリイバラ，ヤマウルシであった。Ⅰに比べてヒサカキが増加した。従って，植生型はアカマツ—コバノミツバツツジ型ではあるが，アカマツ—ヒサカキ型に移行しはじめており，林床植生は小かん木と草本性植物である。

以上の植生の状態と後述の菌類の分布状態とを直結させて論じることは難しいが，植生の変化によって生じた環境条件や基質の違いが，菌の生活に影響を与えるのは当然のことといえる。前述の根の分布や A_0 層の量も植生の発達状態と関連がつよく，このような小地域でも地形による差が明らかに認められた。

C．菌　類

Fig. 4 には 30×30 m のコードラート内にあるマツタケのシロ位置を，Fig. 5 にはⅠとⅡのコードラート内における高等菌類の発生位置をその推定生息範囲によって示し，Table 3 と 4 にコードラート内に発生した高等菌類の数量とそれらの生態的特徴を示す。

a．マツタケのシロ

30×30 m のコードラート内には約 10 個のシロが認められたが，その大部分は現在では子実体を発生しない。Ⅰの内部のほぼ円形のシロについては Ring A として浜田[3]によって発生位置が測定され，作図されている。

このコードラート内においても前述の調査地の概況の所で述べたように，マツタケのシロは尾根に集中分布し，中腹になるに従って密度は低下した。尾根では 20 数年前，環状や弧状の子実体発生が見られ，

シロの重合も盛んであったが（浜田博士談），現在ではまれに点状発生するに過ぎない状態である。おそらく Fig. 4 の斜線でかこまれた部分，およそ全面積の40％はイヤ地化していると考えられた。尾根線から約10 m 下がった位置から中腹にかけては大形のシロが形成されており，この位置では尾根に比べてシロ密度が低く，シロの拡大生長が順調に進行したことが明らかであった。20年前にはシロが重合したり，子実体が毎年規則的に発生する様子などが判然としていたというが，近年では1965年に2，3か所線状発生を認めたに過ぎず，他の年には点状に発生した。従って，これらのシロはいずれも消滅寸前の状態にあるといえる。

シロはⅠの南側と尾根にカギ形に分布し，Ⅱではホウキタケの巨大なシロのためにマツタケのシロはなかった。地形はⅡの下で多少急傾斜となり，コードラートの南端はガケ状であった。シロの多い位置，とくにシロの推定中心のある所はやや隆起し，階段状の地形であった。Ⅰの南側のシロが連続する所の植生状態は尾根に類似し，地衣が中腹まで分布し，裸地状であった。

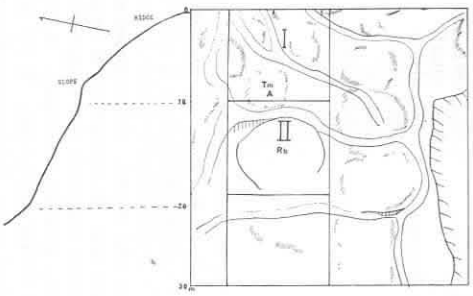


Fig. 4 調査地 a におけるマツタケのシロの分布
Distribution of 'Shiro's of *T. matsutake* in Research area a.

コードラートは尾根から谷へかけて斜面沿いに設定された。
Tm : *Tricholoma matsutake*, マツタケ，斜線部は菌糸が活性な部分を示す。Rb : *Ramaria botrytis*, ホウキタケ，ホウキタケのシロはほぼ円形の実線でかこまれた部分である。この林内には小さなガケやきのことりの道が多い。
The quadrates were set along slope from ridge to valley.
Tm : *Tricholoma matsutake*, Shadowed parts are the active zones of the mycelium. Rb : *Ramaria botrytis*, The 'Shiro' of *R. botrytis* is surrounded by circle. There are small precipice and paths for mushroom hunting.

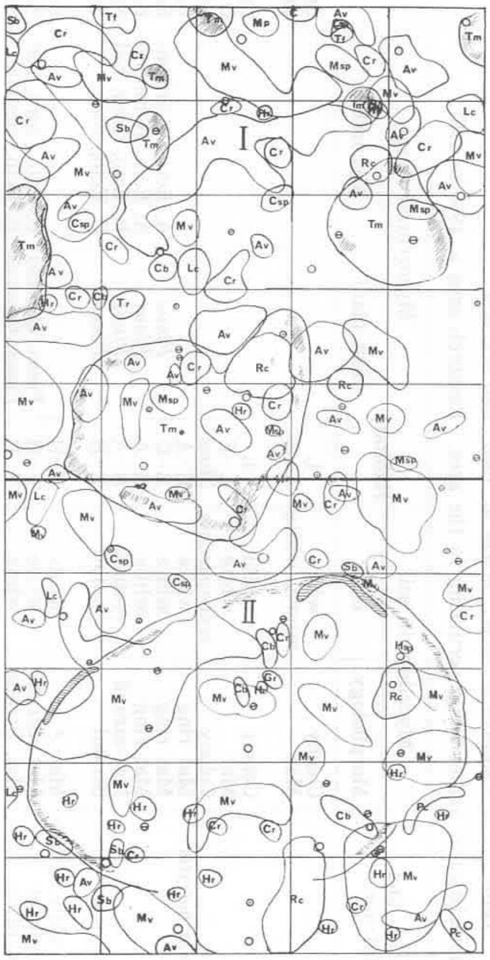


Fig. 5 シロ周辺における高等菌類の分布図，調査地 a，1967
Distribution map of higher fungi around the 'Shiro's of *T. matsutake* in pine forest. Research area a, 1967.

調査と作図はこれらのコードラート内で1967年に定期的に行った。菌の占有面積は実線でかこむ範囲である。菌の種名略号は Table 4 を参照。斜線部分はマツタケの活性部位を，○印はアカマツ，⊖印は枯死したアカマツ立木位置を示す。ⅠとⅡはコードラート番号。
Survey and mapping of higher fungi were carried out in the quadrates in 1967 periodically. The occupied area of higher fungi are surrounded by lines, and the marks of species name are shown in Table 4. The shadowed parts are the active zones of *T. matsutake*. ○ : pine tree. ⊖ : dead pine tree, I and II : quadrate number.

Table 3. 高等菌類の生態的性質，調査地 a，1966～1967年に採取

Ecological characteristics of higher fungi occurring in the area. Resaerch area a, 1966 to 1967.

Species name	Function and substrate	Mycelium in soil		Habitat	Mycorrhizal fungi		Fruit body occurrence
		Morphology	color		Host plant	Mycorrhiza	
Mycena vulgaris	S, litter	Colony	white	L			Sporadic
M. pura	S, litter	Mat	brown, white	L-F			Sporadic to gregarious
Mycena sp.	S, litter	Colony	white	L			Sporadic
Collybia peronata	S, litter	Mat	white	L-F			Gregarious
Galerina vittaeformis	S, ?	Colony	transparent	Moss			Sporadic
Lyophyllum carbonarium	Pf, *Ramaria botrytis*	Mat ring	white	H-A			Fairy ring
Tricholoma matsutake	M, root	Mat ring	white	B-C	*Pinus*	A, Ecto., W brooms	Fairy ring
T. robustum	M, root	Mat ring	white	H-A	*Pinus*	A, Ecto., W brooms	Fairy ring
T. flavovirens	M, root	Mat-strand	yellow	H-A	*Pinus*	B, Ecto., fork, rod	Sporadic
Suillus bovinus	S-M, root, litter	Strand	yellow	F-H	*Pinus*	C, Ecto., fork	Sporadic to gregarious
Gomphidius rutilus	Symbiont with *Suillus*	Mat, ?	white	F-H			Sporadic
Cortinarius vibratilis	S-M, root, litter	Mat, Strand	white	F-H	*Pinus*, *Quercus*	C, Ecto., fork, rod	Sporadic
C. bovinus	S-M, root, litter	Mat, Strand	white	F-H	*Pinus*, *Quercus*	B, Ecto., pinnate	Sporadic
Cortinarius sp. 1	S-M, root, litter	Mat, Strand	white	F-H	*Pinus*, Others	C, Ecto., pinnate	Sporadic
Cortinarius sp. 2	S-M, root, litter	Mat, Strand	white	F-H	*Pinus*, *Quercus*	C, Ecto., fork, rod	Sporadic
Cortinarius sp. 3	S-M, root, litter	Mat, Strand	purple	F-H	*Quercus*	B, Ecto., pinnate	Sporadic
Lactarius rolemus	M, root	Mat, small	transparent	H-A	*Pinus*	B, Ecto., fork, rod	Sporadic
Rozites caperata	S-M, root, humus	Mat, thick	grey	H-A	*Pinus*, Others?	B, Ectoendo?	Sporadic
Ramaria botrytis	M, root	Mat, ring	yellow	H-A	*Pinus*, *Quercus*?	A, Ecto., pinnate	Fairy ring
Ramaria sp.	S, wood	Colony?	white				Gregarious
Polyporum confluens	S, litter	Mat ring	white	F-H			Fairy ring
Hydnum repandum var. *album*	S, litter	Mat ring	white	F-H			Fairy ring
Calodon zonatus	P? root	Mat	brown	A			Gregarious
Ascocorynium vittellinum	M, root	Mat	bluish grey	H-A	*Pinus*	B, Ectoendo? fork	Gregarious
Discomycetes	S, twig	Colony	?				Gregarious

Colony：小さいコロニーを形成するもの，Mat：大型のコロニーを形成するもの，Strand：菌糸束，Rhizomorpha：発達した根状菌糸束を形成するもの，S：腐生性，M：菌根性，S-M：腐生的能力をもつ菌根菌，P：病源性，Pi, Pf, Pr：昆虫，菌，根に病源性を示すもの，L, L-F, F, F-H, H, H-A, A, A-B, B, B-C：菌糸が主として分布する土壌の層位，菌根のタイプ，A, B, C は生態的な分布および形態の特徴を示す。A：多年生，樹枝状または天狗巣状で集合するもの，B：フォーク，棒状で集中するかまたは根に沿って形成されるもの。C：フォークまたは棒状で発達した根状菌糸束を作る菌によってまばらに形成されるもの。子実体の発生状態は散生，群生，輪生にわけた。

Sporocarps of higher fungi were collected in 1966 to 1967. Colony means small sized mycelial zone, and Mat means the large sized one. Strand means undeveloped rhizomorpha and Rhizomorpha developed one. S : saprophyte, M : mycorrhizal fungi, S-M : mycorrhizal fungi with saprobic activity, P : parasitic fungi. Pi, Pf and Pr means the parasite against insect, fungi and root respectively. L, L-F, F, F-H, H, H-A, A, A-B, B and B-C mean the organic layers and mineral horizons of soils where the mycelium was growing abundantly. A, B and C on mycorrhizae mean the ecological characteristics ; A, the mycorrhiza is perenial, pinnate or witches brooms type and formed aggregating. B, the mycorrhiza is formed by the fungi which have no developed rhizomorpha, fork or rod type and formed aggregating or growing along roots. C, the mycorrhiza is formed by the fungi which have well developed rhizomorpha, fork or rod type and formed dispersely being connected by rhizomorpha. Fruit body occurrence were divided in three categories, sporadic, gregarious and fairy ring.

Table 4. 高等菌類の発生量，頻度，密度および占有面積，1966年から1967年に調査地aのコードラート内で採取されたものについて
Higher fungi collected in the quadrates and their amounts in 1966 to 1967. Research area a.

Species name \ Plot		I			II		
		Fre-quency %	Density	Occupied area m²	Fre-quency %	Density	Occupied area m²
•Mv	*Mycena vulgaris*	100	258	11.125	100	364	24.750
•Mp	*M. pura*	12	10	0.375	16	7	0.250
Cp	*Collybia peronata*	0	0	0	24	8	0.125
•Gv	*Galerina vittaeformis*	4	3	0.125	0	0	0
•Msp	*Mycena* sp.	44	46	0.570	4	2	0.375
•Sb	*Suillus bovinus*	8	10	1.000	4	1	0.750
Gr	*Gomphidius rutilus*	0	0	1	4	1	0.125
•Cr	*Cortinarius vibratilis*	52	49	5.875	40	26	1.500
•Cb	*Cortinarius bovinus*	8	4	0.375	12	7	1.000
•Csp 1	*Cortinarius* sp. 1	8	2	0.375	4	1	0.250
Csp 2	*Cortinarius* sp. 2	4	1	0.125	0	0	0
Csp 3	*Cortinarius* sp. 3	0	0	0	8	3	0.500
•Lr	*Lactarius rolemus*	12	5	1.125	12	7	0.750
•Tm	*Tricholoma matsutake*	68	1	25.000	8	0	—
Tr	*T. robustum*	4	1	0.250	0	0	0
Tf	*T. flavovirens*	8	3	0.375	0	0	0
Lc	*Lyophillum carbonarium*	0	0	0	12	23	?
•Rc	*Rozites caperata*	20	15	2.125	12	12	2.875
Rb	*Ramaria botrytis*	0	0	0	25	20	30.750
Rsp	*Ramaria* sp.	0	0	0	4	1	—
Pc	*Polyporus confluens*	0	0	0	4	2	4.500
•Hr	*Hydnum repandum* var. *album*	12	11	0.375	52	76	2.700
Cz	*Calodon zonatus*	4	4	0.125	0	0	—
•Av	*Ascocorynium vitellinum*	88	164	16.000	44	51	4.000
•Dsp	*Discomycetes*	20	—	—	4	1	—
Total number of sporocarps			687			613	
Species number			18			19	

I，IIはプロット番号，頻度はある種が現われた2×2 m方形の小区画数の全ワク数に対する百分率で示した。密度は100 m²中に発生した子実体数で示した。1プロットの大きさが100 m²となることから，密度として示した数値は実際の子実体本数に等しい。占有面積は子実体発生位置をつなぎ，土壌中の生態的性質を考慮して図面上に画き，算出された。種名略記号は Fig. 5 に使用したものである。•印はIとIIに共通した。

I and II : plot number. Frequency means the percentage of 2×2 m subquadrates in which a certain species appeared per total number of subquadrates. Density means the number of sporocarps growing in 100 m². Occupied area were estimated tracing the occurring positions on the map. Marks of species name were applied in Fig. 5.

Frequency on *T. matsutake* was estimated from the Shiro which had been marked since 1947 by HAMADA.

シロ密度が高い尾根では一定面積内における子実体発生量がシロ形成後急上昇するが，シロの重合によってイヤ地面積も急激に増加するため子実体の多発期間は短くなる。一方，中腹ではシロ密度が低く，重合が少ないために，子実体の発生量は少ないが，子実体発生期間は長くなる。このような関係はアカマツ林のマツタケのシロに共通する特徴である。

ここにある最大のシロはＩの南側の中腹にあり，直径約 9.5 m であった。このシロは現在上下のシロとすでに重合し，生長は停止していた。最小のシロは前述の Ring A であった。このシロではその北端の一部に子実体が発生するのみで，現在生長はほとんど停止している。1963 年と 1964 年の子実体発生位置をつなぎ，それ以後に生長した部分をこれに加えると，1967 年現在の最大直径約 5 m，最小直径約 4 m，平均直径約 4.5 m であった。

浜田[2] はシロの生長量を子実体発生位置の移動距離によって表わし，年生長量を数か年の子実体発生位置間距離をその年数で割った値によって表わした。この Ring A では年生長量が 10～12 cm になるとしたが，ここではその後の生長量の低下を考慮して年生長量を 10 cm とする。Ring A においては 1964 年から 1967 年の 3 か年に約 25 cm しか生長せず，平均年生長量は 8 cm に低下した。一方，調査地 b の若いシロでは年生長量が 15 cm に達する場合もあった。年生長量はシロの齢，年の気候条件，アカマツの根の状態などによって変りやすく，シロの全縁にわたって一定量生長することはまれであり，多くの場合凹凸が激しい。シロの年生長量は詳細にみれば定数ではないはずである。

Ring A は浜田[3] の測定当時すでに環状になっており，シロ形成後 5 か年は経過していたものと思われる。菌根形成から子実体が発生するようになるシロの安定期までの年数を推定することは難しく，この年数は推定値にすぎない。菌根をもとにして菌糸が 1 点から生長を開始したと仮定すると，実験的にはコロニーが 1 か月間に直径約 2 cm 拡大するので，もっとも良好な条件下で 6 か月間生長するとして，年生長量は半径 6 cm となる。子実体を発生するには菌糸と根を含む土壌が約 1,000～2,000 cm^3 になる必要があり[8]，土壌中にも菌糸が深く生長しなければならないので，相当の年数を要する。また，子実体発生のためにはある量の菌体が同一のステージに達し，生理的に成熟していなければならない。従って，先の 1,000～2,000 cm^3 の塊が 1 か年でできるためには菌根形成後 3～5 年は経過していなければならないと考えられる。

1 個のシロの齢だけでなく，ある林内のシロ全体の形成時期の開始年や最盛時期を求めるためには，一定地域内でもっとも早く形成されたシロが測定可能なシロの齢とどれほどずれるかを知っておく必要がある。これには一定地域内の最大のシロの推定齢と一定地域内の立地条件の差異と現在のシロの状態とを考慮してある一定年数を加算しなければならない。

シロの齢を求める式を示すと次のようになる。あるシロの齢を A，そのシロの半径を r，年生長量を時間の関数として $f(t)$，菌根形成から子実体発生に至るまでの年数を a とする。林分内全体でもっとも早くシロが形成されたのは，現存の最大のシロの形成時より，数年早いと考えられるので，その年数を b とする。ある地域内においてもっとも早くできたシロの推定齢を A' とし，最大のシロの推定齢を A''，最小のシロの推定齢を A''' とする。現在の林齢を B，シロ形成開始時の林齢を B'，シロ形成終末時期の林齢を B'' とする。シロ形成期間を C とする。

$$A=\frac{r}{f(t)}+a \quad \cdots\cdots ①$$

$$A'=A''+b \quad \cdots\cdots ②$$

$B' = B - A'$ ……………………………③

$B'' = B - A'''$ ……………………………④

$C = B' - B'''$ ……………………………⑤

$f(t)$ はS字形曲線となるが，この場合は平均 10 cm とする。アカマツ林の林齢は 75 年である。

調査地 a の最小のシロの平均半径が 2.25 m であったことから，このシロは林齢 48 年当時に形成され，シロの齢は 27 年と推定される。最大のシロの平均半径は 4.75 m であったことから，このシロは林齢 23 年当時に形成され，シロの齢は 52 年と推定される。尾根ではさらに早くシロの形成があったと思われるので，この地域でシロ形成が開始されたのは林齢 18～20 年，シロ形成が終了したのは林齢 48～50 年と考えられる。シロの形成は林齢 20 年前後から 50 年前後にかけて起こり，菌根形成はそれよりさらに数年早く，シロ形成の最盛期は林齢 25～30 年頃であったと思われる。このように一地域内のシロ形成の推移およびその林齢との対応は現在の環状または弧状のシロを計測することによって推定される。

子実体の発生は気象条件に左右されやすいが，上述のシロの齢に応じて発生量が増減するのが通則であり，ある林分における発生量の長期間にわたる変動はシロの消長に対応する。

コードラート内において 1967 年にはマツタケの子実体は Ring A に 1 本発生したにすぎなかった。Fig. 4 の I 内に斜線で示した部分は 1963 年から 1965 年に点状発生した部分である。I の上半部にはまれに子実体が発生したが，この部分では過去にシロの重合がはげしかったために発生が不規則であった。

I ではシロが含まれているワク数の全ワク数に対する％，すなわち，シロの出現頻度は 68％ であったが，子実体の発生頻度は 4％にすぎなかった。マツタケのシロ占有面積は I とⅡのものを合わせて 25 m^2，全面積の 12.5％ になり，シロの深さを 12 cm とすると約 3 m^3 の土壌がマツタケに占有されたこととなる。尾根線沿いのイヤ地部分を加えると全面積の 40～50％ に達するであろう。I ではシロの占有面積は 25％，イヤ地部分を加えると 60％ 以上となった。もし，かりに Ring A の全縁で菌糸や菌根の活性が高いとすれば，糸状菌，細菌，放線菌などの土壌微生物が排除される幅がシロ先端から 50 cm 程度となり[10)]，約 6.1 m^2 の面積内には多くの微生物がいないことになる。体積にすれば，この排除層は 0.72 m^3 となり，この値を I 内のシロのすべてにあてはめると，9 m^3，10 m^2 の中には多くの微生物がいないことになる。また，土壌の状態も根の分布量もこの面積や体積の中で変化する。このような現象は当然他の菌類を含む微生物相の全体に影響するはずである。

Ⅱではマツタケの発生が以前からなかった。これはホウキタケのシロによってマツタケのシロが消されたというより，最初からここではマツタケのシロが形成されず，ホウキタケに占有されたものと思われる。マツタケのみならず，他の菌にもマツタケ同様に土壌中にシロを形成するものが多い。微生物相の調査にあたってはこのような特殊なシロを形成する菌と形成しない菌とを十分判別しておく必要があり，個々の菌の生活型の研究を必要とする。また，特殊なシロを形成する菌ではその活性な部分はむしろ少なく，占有面積の大部分でその菌は死滅している。従って，ある菌の活性のある範囲と死滅による影響が生じた部分とを区別して考慮しなければならない。

b．高等菌類

アカマツ林に発生する高等菌類の生態的特徴を Table 3 に示す。

表中の記号および略号について以下に記述する。

土壌中における菌糸の形態

Colony：菌糸集団は小さく，短年生，菌糸束を作らない。

Mat：菌糸集団は大きく，多年生，定着性。

Strand：菌糸集団を形成し，その末端または上部に未発達の菌糸束を形成する。多年生。

Rhizomorph：菌糸集団は小さく，発達した菌糸束を作る。移動性大。

生態的機能

S：腐生性菌。

M：菌根性菌。寄主植物を表に付記。

S-M：腐生的性質をもつ菌根菌。

P：寄生性菌。寄主の明瞭なものは表に付記。

菌根の形態と生態的特徴

A：寄生的性質大で，生長が持続する菌根。テングス状，サンゴ状になり，1か所に集中形成される。

B：フォークまたはコンボー，樹枝状などで1か所にまばらに集中形成されるか，根に沿って広がる。

C：フォーク状またはコンボー状。菌糸束によって菌根がつながれ，広い範囲に分散する。

菌糸の生息する層位

L：落葉落枝層，ことに新鮮なもの。

F：粗腐植層，原形をとどめて腐朽した落葉落枝層。

H：原形をとどめないまでに腐朽した落葉落枝層。

A：黒褐色の鉱質土層（表層土）。アカマツ林では有機物による汚染は少ない。

B：有機物のほとんどない鉱質土層（下層土）。

子実体の発生習性

sporadic：点生。

gregarious：群生。

fairy ring：輪生。

子実体の発生習性は立地条件によって変化しやすい。ここにいうものは自然状態で普通に見られる場合をさす。

菌糸の色：土壌中で見られる菌糸層，菌糸束などの色を記載した。

上述のような生態的特徴をもとにして，以下，見かけ上の菌の占有面積を決定し，算出した。個々の種についての生態的特徴は後に詳報する。

1967年1か年に採集したⅠとⅡにおける菌は26種であったが，1965年以後に採集していたものを加えると，36種であった。発生する菌の種数は年の気象条件によって大きくかわるが，経験的にいって，3～5年でほぼ全種をとらえることができる。

Table 4 にコードラート内に発生した菌の出現頻度，密度（子実体発生本数）占有面積，種名略号等を示し，Fig. 5 にはこらの菌の生息位置を描いた。

ハイイロナメアシタケは出現頻度がⅠとⅡでいずれも100％となったが，Ⅱで本数が増加した。分布状態は一様でなく，いくぶん群生する傾向が見られた。占有面積はⅡでⅠの2倍，占有面積率はⅠで11％，Ⅱで24％であった。この菌の子実体は小さく，5，6，9，10月などの降雨後に多発し，数日で消失した。菌糸は主としてソヨゴなどの落葉に生息し，半透明で葉裏にスポット状に広がった。通常菌糸束はなく，

落枝にもまれであった。菌糸も短命で，主として胞子によって分散分布すると思われる。この菌はアカマツ林に多く，ヒノキ，スギ林などには見られない。

サクラタケはⅠとⅡの双方に出現した。子実体は小さく，短命で点状発生した。本数，占有面積はともに低い。菌糸はF層にあって，やや褐色から白色，コロニーは大きく落葉を白色腐朽させた。発生時期はハイイロナメアシタケと同様であった。

ワサビカレバタケはⅠではなく，Ⅱに現れた。子実体はここでは点状に発生したため，出現頻度は高かった。通常，この菌はL，F層にコロニーをつくり，白色腐朽を行い，子実体を群生した。菌糸は白色で多少不定形の束状に発達し，広葉樹の葉と針葉樹の葉をともに分解した。ここでは占有面積がとらえにくく省略したが，潜在フロラとしてかなり広範に広がっていると考えられた。子実体の発生は秋であった。

ケコガサは蘚類の中に生息するため，Ⅰに現れた。菌糸は透明で蘚類の枯死した部分につく，占有面積，本数，出現頻度はともに少なかった。子実体の発生はハイイロナメアシタケと同様であった。

種名未同定の *Mycena* sp. はⅠで出現頻度44であったが，Ⅱでは少なかった。この菌はハイイロナメアシタケに子実体，菌糸，生息範囲などが似ていた。占有面積は0.75%で，ハイイロナメアシタケよりむらがる傾向があった。

アミタケはⅠで2か所，Ⅱで1か所発生した。この菌はしばしばオオギタケと接して発生し，両者の関係はつよい。子実体は秋発生し，1963年以降ほとんど同一地点から発生しつづけた。Ⅰでの占有面積率は1%，Ⅱでは0.37%であったが，実際にはさらに高くなると思われる。この菌はアカマツの若齢林や瘠悪林に多く，老齢林や土壌の発達した所では少ない。

アミタケの生態の概略を述べる。菌糸は褐色から白色で，内部分化のない不定形の菌糸束を形成し，菌糸束は樹枝状に枝分かれする。主としてF層内に生息し，菌糸束の集団が形成され，その中のアカマツの根には黄褐色のマントルをつけたフォーク状の菌根が形成される。菌糸束は若い根に沿って生長し，アカマツの側根を菌根化して生長をつづける。H層やA層上部にも広がることができ，この菌は培養するとやや腐生的な能力を示す。子実体は通常群生する。地下の菌糸束は遠距離を移動しない。

オオギタケはⅡに1本発生したが，もっとも近いアミタケは3m隔っていた。しかし，オオギタケの発生位置近くにはアミタケが恐らく生息していたものと思われる。オオギタケは分離培養不能であり，土壌中ではコロニーや菌糸束が認められないことから恐らくアミタケと共生しているものと思われる。

キアブラシメジの出現頻度はⅠで52%，Ⅱで40%，本数はⅠで49，Ⅱで26，占有面積率はⅠで5.9%，Ⅱで1.5%とⅠでいずれの値も高かったが，図から見ると，Ⅰでは発生位置がかたより，一様に分布しなかった。これはおそらく，ホウキタケのシロによる影響と思われる。キアブラシメジの菌糸は白色で不定形の菌糸束を形成する。菌糸束は所によって塊状や帯状となる。主としてF層に生息し，菌糸束の集団が形成されるが，菌糸のコロニーはない。アカマツおよびコナラとフォーク状またはコンボー状の菌根を形成する。根に沿って伸びた菌糸束は側根に白色のマントルを作る。これらの菌根は集中形成されない。培養するとやや腐生的能力を示すが，アミタケに比べると弱い。子実体は秋発生し，孤生することが多く，子実体の下では小形の白色コロニーが形成される。

サザナミツバフウセンタケはⅠでは2か所，Ⅱでは3か所に集中発生した。本数は少なかったが，数本が群生するので，生息領域はキアブラシメジに比べて明確であった。占有面積率も低かった。子実体の石ずきはF～H層にあったが，菌糸は主としてF層に生息した。菌糸は白色不定形の束状となり，キアブラ

シメジよりも不規則な菌糸束である。従って，部分的に菌糸はコロニー状となり，このような所では細い菌糸束がアカマツその他の根についてフォーク状やコンボー状の菌根を作るために，菌根がかなり1か所に集中する。この菌もいく分腐生的能力を持つ。子実体の発生は秋である。

Cortinarius sp. 1はIとIIに出現したが，数は少なかった。この菌はサザナミツバフウセンタケに類似した子実体と菌糸を持ち，菌根を形成する。

Cortinarius sp. 2は子実体が小さく，生態はキアブラシメジに類似する。子実体はIに1本のみ現れた。

Cortinarius sp. 3はIIにのみ現われ，子実体はサザナミツバフウセンタケとほぼ同形であったが，やや紫色をおびる。菌糸束は紫または白色で不定形，生息領域は集中する。占有面積率は0.5%であった。コロニーはF～H層に形成され，その先端には菌糸束が多数認められた。この菌糸束は広葉樹の根に沿って樹枝状の菌根を形成するために菌根は1か所に集中する。

キチチタケはIとIIでほぼ同程度に出現し，占有面積率も双方ともほぼ等しかった。この菌は A_0 層の厚さが中程度の所に生息し，子実体は群生した。菌糸は半透明であるため土壌中で判別しがたいが，H～A層に生息する。菌糸束は発達せず，菌糸密度の低い小形のコロニーを形成する。子実体の石づき周辺にはフォーク状の菌根が集合したサンゴ状の菌根が形成される。この菌の腐生的能力は弱い。寄主はアカマツと広葉樹である。

マツタケモドキはIに1本のみ発生した。子実体は通常環状または線状に発生し，子実体発生時期はマツタケに約1か月おくれた。この菌はH～A層にコロニーを作って生息し，マツタケに似たシロが明瞭に認められた。菌糸は活性部分で白色，死滅部分で灰白色となり，菌糸束は発達しない。菌根はフォーク状からテングス状になり，細根の発根率が高く，菌根がシロの先端に集中形成される。Ring A のマツタケモドキのシロと接する所では早くからマツタケのシロが途絶えており，この菌はマツタケを抑制した。

キシメジはIに現われ，出現頻度8%，通常子実体は群生するが，ここでは発生がわるかった。占有面積率も低く，コロニーの発達が悪い。菌糸はH～A層にやや半透明の黄色コロニーを形成し，ここから不定形の菌糸束が発生する。菌根はコロニーの中に形成され，フォーク状で白色のマントルが発達する。菌根は多少集中する。この菌は裸地状の所に発生することが多く，アカマツやクロマツなどの根に寄生すると思われる。子実体の発生は秋である。

カクミノシメジははホウキタケの環の内部に発生し，IIにおいて出現頻度は12%であった。菌糸層はホウキタケと同様A層からB層に形成されるが判別困難であった。菌糸束や菌根の形成はない。両者の関係については後述する。子実体は秋発生する。

ショウゲンジはIとIIに出現し，Iでは出現頻度20%，本数15，IIでは出現頻度12%，本数12であった。Iでは本数が多かったが，占有面積はIIで高く，コロニーを形成するために子実体はある程度群生した。環状発生は見られなかった。菌糸層はH層にあり，子実体はH層上表面に形成された。菌糸は半透明であるが，コロニーは灰白色となり，シロが形成される。このシロは親水性高く，湿潤であり，内部にかん木の根が密集する。菌糸束はないが，菌糸層内においてアカマツその他の根が菌根化する。菌根にはマントルがなく，内外生菌根となる可能性も高い。菌糸層が分解すると灰黒色となり，粘性のあるペースト状になる。イヤ地の形成はない。子実体の発生はマツタケより遅く，低温で発生し，培養菌糸も低温で良好に生長した。この菌は老齢林や A_0 層の発達した位置に集中分布する傾向があり，乾燥を好まない。

ホウキタケはⅡに直径約 9 m のシロを形成し，1967 年には 20 本の子実体が発生したが，発生位置は弧状になった。シロの拡大はほぼ規則的で年生長量は約 15 cm であったことから，このシロは 30～35 年前，林齢 35～40 年に形成されたものと考えられる。従って，マツタケに比べてシロ形成時は多少おくれる。占有面積率は 30.8% であったが，イヤ地部分や菌の活性な部分にも他の菌が発生した。*Ramaria* 属の菌はこのようなシロを形成し，子実体を環状に発生する特徴を持つ。カクミノシメジが発生した部分ではホウキタケの発生がとまり，ホウキタケのシロが部分的に崩壊しはじめていた。カクミノシメジはホウキタケの菌糸を分解利用すると思われる。このシロの内部のアカマツの被圧木は枯死した。

ホウキタケのシロはA層とB層上部に形成され，深さ 3～5 cm，活性の高い菌糸層は幅 10～15 cm であった。シロの先端の菌糸は扁平不定形の淡黄色の菌糸束となり，樹枝状に拡大した。子実体発生位置はシロの先端から約 5 cm 内側に入り，そこでは菌糸の枝分れがはげしく，菌糸密度が高いためにマット状になった。A層上表には鉄の集積が認められることもあった。子実体発生位置からシロ内部では菌糸が分解し，やや粉状になったが，土壌は乾燥せず，むしろ粘性をおびていた。菌根はシロの先端にはなく，4～5 月に若い太いアカマツの根が伸長すると，菌糸がマット状になった部分で菌根が形成された。菌根は完全なマントルのない外生菌根であり，形態はフォークが連続した小形の樹枝状になる。太い根の外皮の剥離する部分では菌糸が膜状に根をつつみ，そこから出た側根は菌のマット上で菌根化するために根が菌にひきよせられて菌根化するように見えた。シロ内部では菌根が褐色から黒色にかわって脱落した。

Ramaria sp. はⅡにあるソヨゴの枝上に発生した。

ニンギョウタケはⅡに出現した。子実体は少なかったが，シロを形成するために占有面積率は高く，4.5%であった。この菌はH-A層が形成される所にシロを形成し，子実体は環状や弧状に発生する。子実体は菌糸層の上面に形成される。菌糸は主としてH-A層にあって，F層には白色束状の菌糸が上昇する。菌糸層の先端でも白色束状の菌糸が発達する。子実体の発生位置の下では菌糸層が深さ 5 cm となり，菌糸層はマット状で，幅 10 cm になる。シロ先端から 20 cm 以内では菌糸は白色粉状となり，土壌は乾燥するが，イヤ地の消失は速い。菌根は形成されない。この菌はしばしば直径 10 m 以上になるシロを形成し，アカマツの老齢林に多いが，ここでは恐らく，ホウキタケとほぼ同時期にシロの形成が始まったと思われる。この菌が発生する所ではマツタケの発生がない。ホウキタケと同様アカマツ林内におけるシロ密度はマツタケに比べて低かった。

シロカノシタはⅠよりⅡに多く，Ⅱでの占有面積率は 2.7% に達した。F～H層が発達する所に環状のシロを形成した。シロの直径は約 30 cm で，菌糸は短命であり，大きなシロを形成することはない。菌糸は白色でF層からH層にマット状に広がる。シロ内部には菌糸はない。菌は菌根を形成しない。

チャハリタケはⅠに少数認められた。子実体は線または群状に発生し，裸地の鉱質土壌中に生息する。目だった菌根形成はなく，この菌が多発する所ではアカマツの根が枯死するのでやや病源的寄生をすると思われる。土壌中の菌糸は透明で判別が困難である。

ヒメカムリタケのⅠにおける出現頻度はⅡの約 2 倍，子実体本数は約 3 倍，占有面積率は 4 倍であった。尾根の裸地または未熟土壌の所では鉱質土壌の上表に菌糸層が形成され多数の子実体が発生した。この菌は老齢林に比較的多く，子実体の発生は秋の終りであった。Ⅱでは菌糸層が小さく，子実体は集中発生し，A_0 層の厚い所には分布しなかった。

ヒメカムリタケのシロは不定形で環状にならず，不規則に拡大する。生息領域は表層のH～A層に限ら

れ，菌糸層は青灰色，菌糸の活性な所では青味がつよい。枯死した菌糸は灰白色である。菌糸層は深さ 2～3 cm，土壌はシロ内部でかなり乾燥するが，不透水性は低い。活性の高い菌糸はビロード状で，この層の中のアカマツの根には褐色サンゴ状の菌根が多数形成される。菌は側根にうすいマントルを形成する。菌根は老化するに従って黒変し，分解する。

Discomycetes はアカマツの枯枝に梅雨期に発生した。また *Marasmius* sp. の菌糸束はヒサカキの枝に多数着生した。

シシタケはⅠとⅡのいずれにも子実体は発生しなかったが，1965 年の予備調査の際にⅠに認められたのでその生態を述べる。この菌はマツタケのシロの生長を抑制し，上層に菌糸が広がるとマツタケのシロは消失した。シシタケの子実体は不規則な環状もしくは群状に発生し，シロを形成する。シロの先端では白色の菌糸が針状の束となって生長し，その内部でフォークから樹枝状のマツタケモドキのものに類似した菌根が形成される。菌根の量は多く，密集する。菌根となるのはアカマツの根であるが，その他の植物の根も菌糸層内で徒長する。子実体発生位置の菌糸層上表は褐色粉状になり，胞子が形成される。菌糸と菌根が分解すると，土壌は灰白色になり，不透水層が形成される。

c．マツタケの生態的地位

以上の結果からⅠとⅡとでは植生や土壌の場合同様，菌類相にも連続的な差異が認められた。ⅠのL層にはハイイロナメアシタケが広く分布し，F層にはキアブラシメジとアミタケが占拠した。H層には，キチチタケとショウゲンジが多く，A層以下の鉱質土壌にはマツタケ，マツタケモドキ，ヒメカムリタケが生息し，調査時にはヒメカムリタケがもっとも優勢であった。ⅡのL層にはハイイロナメアシタケが多く，粗腐植層にはキアブラシメジとサザナミツバフウセンタケが，腐植層にはショウゲンジ，キチチタケ，シロカノシタ，ニンギョウタケなどが多かった。A層以下の鉱質土壌にはホウキタケとそれにともなうカクミノシメジが占拠した。

ⅠにはH～A層とA層以下に生息する菌の種類が多く，Ⅱでは A_0 層に生息する菌の種類が増加する傾向が見られた。ただし，その差は種数にして1～2種に過ぎず，環境条件がⅠとⅡでさほど変化せず，連続的にかわっていることを示す。さらに下部の林分では A_0 層に生息する菌の種数は増加した。ⅠとⅡでは A_0 層の湿潤さがことなり，Ⅱでは層位の発達が認められたことから，Ⅱは腐生性菌で A_0 層に生息する菌に好適な条件へと変わり始めているといえる。

Ⅱでは腐性生菌の種数が明らかに増加しており，これは上の生息領域の違いに見られた傾向と合致する。菌根生菌はⅠでやや多く，とくに寄生的性質のつよい菌根をつくる菌，マツタケ，マツタケモドキ，シシタケ，ヒメカムリタケなどの生活型の類似する菌が多かった。Ⅱでは同じ菌根菌でも腐生的能力をもつと思われるものが増加していた。このような菌根菌の機能の異なるグループの住み分け的現象は他の森林でも度々観察された。

これらの菌の種組成や種数，発生量は林内の立地条件のちがいや林齢にともなう林床の変化に応じて増減する傾向がある。林齢の若い時期には寄生性のつよい菌根菌がまず増加し，林齢にともなう A_0 層と土壌の層位の発達にともなって腐生的な菌根菌が侵入し，A_0 層が安定状態に入ると，腐生性菌が増加する傾向が経験的に認められる。老齢林の場合でも表土が流亡しやすい尾根などでは若齢林に見られるのと類似の生活型をもった菌が優占することがあり，菌根菌の林内におけるサクセッションはおそらく，土壌の層位の発達と根の分布状態に支配されて進むものと思われる。

菌の土壌中での生息状態についてみると，小型のコロニーを作る菌の種数はＩとⅡでほとんど変わらなかったが，大型のコロニーを作って多年生の菌糸集団，いわゆるシロを作る菌の種数はⅡで明らかに増加した。これはⅡでとくにH–A層またはＦ層に生息する種が増加し，安定した生育を続けていることを示している。菌糸束，なかでも未発達な菌糸束を作る菌がＩとⅡの双方で多く，根状菌糸束と称しうる発達した菌糸束を作る菌はほとんど認められなかった。このことはこの林内の土壌，とくに A_0 層の土壌微生物相が貧弱で，A_0 層を分解利用する細菌，糸状菌などがとくに少ないことを反映していると思われる。土壌の発達が良好な下部の林内には根状菌糸束を作る *Amanita*, *Russla*, *Lactarius* などの菌が優占した。同時にこれらの菌は湿潤な条件を好む。

一般に見れば，ＩとⅡの菌類相にみられた差は小さく，尾根から谷へ移行する環境条件の連続的変化を示すには不十分であるが，わずかな微地形のちがいによっても上述程度の差が植生，根，有機物，菌類などに現に存在しており，このような条件の微妙な差が若齢林時のマツタケのシロ形成頻度を左右したものと思われる。このことはⅡでホウキタケやニンギョウタケモドキの大型のシロがマツタケのシロ形成年代とほとんど変わらない時期にすでに形成されていたと推定できることからも明らかである。若齢林からすでに菌類相互の間には競合関係があり，マツタケはその間隙をぬってシロを形成し，拡大したものと思われる。マツタケが微生物とくに林内の菌類のサクセッションの一部に組みこまれているということができる。また，これがマツタケのシロ形成年代，シロの形成期間，シロの衰退時期をきめている大きな要因のうちの重要なものであると考えてさしつかえないであろう。

この林内における高等菌類の分布状態を Fig. 5 に示す。生活型，とく同一の基質をとるもの，生息域が同一のものでかつ菌糸束の発達が不完全なもの同志の生息領域は重なり合わなかった。マツタケ，ヒメカムリタケ，シシタケ，マツタケモドキ，ホウキタケなどは重なり合わず，マツタケはこれらの菌によって抑制され，消えることが多かった。生息域が異なっていても同一の基質をとり，類似の菌糸層を作る菌は互いに競合関係にあった。例えば，マツタケに対して，アミタケ，キシメジ，ショウゲンジ，ニンギョウタケ，キチチタケ，チャハリタケなどであった。基質が異なり，生息域が同じである場合には菌糸層，または特殊なシロを作るもの同志は拮抗したが，発達した菌糸束をもつもの同志であれば生息領域は重なり合った。基質，生息域，菌糸の状態が互いに全くことなっている場合には競合関係はほとんど認められなかった。

ただし，この林内におけるように多くの菌が大型のコロニーを作る能力を持っている場合には他の菌のシロ内部への侵入は少なくとも菌が活性である間は抑えられている。小型のコロニーを作ったり，新鮮落葉を分解する菌のように基質が特異的であるものの間ではほとんど競合関係はなかった。

一方，アミタケとオオギタケ，ホウキタケとカクミノシメジなどに見られたように菌同志が共生ないしは寄生関係にある場合も多く，このような場合には子実体が密接して発生することもあった。

マツタケの拮抗菌としてあげられるものは上述のようにヒメカムリタケ，シシタケ，マツタケモドキ，キシメジ，ショウゲンジ，アミタケ，ホウキタケ，ニンギョウタケ，キチチタケ，チャハリタケであった。他の場所で認められたものを加えると，地中生のハリタケ属，その他のヒダナシタケ目の菌，シロハツ，シロハツモドキ，クロハツ，クロハツモドキ，ツチカブリ，チチタケなど *Russla*, *Lactarius* 属のシロを形成する菌，*Suillus*, *Boletus* などのグループの中で菌糸束の発達が不良なものなど，菌根菌の大部分のものが有害であろうと思われる。また，落葉分解性菌でも大型のコロニーを作ってＦからＡ層にまで

達する菌も同様に有害である。

このようにマツタケは常に多くの競合者と基質や生息域を争奪しあっており，敵対者によってそのシロは常に侵害されている。敵対するものは生活型の類似する高等菌類だけではなく，多くの土壌菌類，細菌などとも競合しなければならない。土壌動物による菌糸の摂食もありうる。とくに，土壌の層位が発達し，A_0層が増加した場合には比例的に敵対者の数も増加するはずである。マツタケはこのような絶えず変動する数多くの生物集団ないしは敵対者集団の中にあって，もっとも安定で，他の微生物集団の少ない安全な鉱質土層に深く生息する。一方マツタケは生息領域の中で菌根を作り，量的にも増加させることによって，またその働きによって有害な微生物を排除し，イヤ地によってシロ内部を他の敵対者の侵入から守り，永年にわたって林内に生息するという高度に適応した生活型を示している。マツタケの生態的地位はアカマツ林の土壌の中でもかなり安定したものであり，林内の微生物集団の内容を示す指標的価値を持つものと考えられる。

一方，一定地域内の菌類の分布状態はこの例に見られるようにきわめて不均一であり，高等菌のみならず，他の微生物もそれぞれの生活条件に応じた位置を占め，生息領域を保って相互に影響を与え合いながら生息していることはいうまでもない。これはまた，微地形，植生，微気象，土壌中の微細な理化学性の相違とも密に関連しており，永年的かつ連続的な変化の中で，季節，日変化をくりかえしながらつねに変動しているであろう。マツタケの例をとりあげただけでもこのような森林土壌微生物相の複雑さ，不均一さ，多様さ，流動性は明らかである。

従って，森林土壌微生物社会の研究を試みる際にはまず上述のような諸特性を把握しておく必要があり，中でも高等菌類の働きとその指標的価値を無視することはできない。また，一見混乱したかに見える微生物社会をまとまりのあるものとしてとらえてゆくためには野外における微生物集団をとり扱う単位，シロや生息領域の概念を導入せざるをえないであろう。

マツタケの場合に用いてきたシロという用語は少なくとも多くの高等菌類にもあてはめて用いることができる。このことは高等菌類の生態的特性に関する研究例（未発表）から十分いいうることである。

そこで，シロを定義すると次のようになる。広義には，ある種の菌もしくは微生物の野外における生息領域を指す。すなわちある種の菌が見かけ上主導的役割を演じており，その属性によって周辺の他の生物相にも影響を与えながら，自身の生活を維持している社会およびその空間領域をいう。従って，その領域に含まれる多くの生物とそれら相互の働きかけによって成立している微生物を主体とした社会ともいえる。シロはある生態系の中の微生物社会における各成員の生活単位または社会の単位である。

狭義には，フェアリーリングないしは群状に子実体を発生し，発達した菌糸束をもたない菌の地下ないしは基質の中における菌糸集団またはコロニーを指す。マツタケについて記述する場合には狭義のシロを使用した。

また森林生態系は上述のようなシロや根状菌糸束を形成する多年的な高等菌類の生活に好都合な条件を提供している。森林では年々かなり安定した量の基質が落葉落枝や根を通じて土壌中に規則的に供給され，樹体そのものの生長も永続的であり，年変動が少ない。林内の植生も安定相に入るとほとんど変化することなく緩慢に変動する。温・湿度，水条件などの林内環境も安定しており，急激な変化は起こりにくい。人間や動物による攪乱も比較的少なく，林床における微生物の基質が極度に不均一になることも少ない。従って，そこに生息する微生物もおのずから限定され，微生物相自体も安定した状態に向かうことが

多い。難分解物の集積や根の絶え間ない更新は落葉分解菌や菌根菌などの高等菌類の生息を促すことになり，環境の激変，基質の不規則な供給，敵対者などに対する弱さをもった高等菌類はいきおい森林の中に生息の場を求めることとなり，進化の上でも森林にともなって発展してきたものと思われる。いわゆる，きのこは森林と不可分の状態にあり，きのこの存在は森林の微生物社会にとってもっとも大きな特徴であるといっても過言ではない。

謝　　辞

本研究の実施とまとめるに当たり，終始，有益な助言と指導を与えられた浜田　稔博士，菌類の生態やマツタケのシロの調査に助言を与えられ京都大学教養部相良直彦博士，菌類の同定について助言を頂いた滋賀大学本郷次雄博士，調査に際して助力していただいた北海道立林試村田義一氏，京都大学吉村文彦氏，その他の方々に謝意を表する。永年にわたって調査地の使用を許し，多大の便宜を与えられた京都市房岡宇八郎氏に心から謝意を表する。この稿のまとめについて，便宜を与えられ，助言をいただいた林業試験場土じょう部長河田　弘博士，その他の方々に謝意を表する。

引 用 文 献

1) 朝田　盛：松茸の増殖について（I），茸類の研究，3(1)：22～31，(1937)
Asada, S.: Cultivation of *T. matsutake* (I). Kinoko rui no Kenkyu, 3(1): 22～31, (1937)

2) 浜田　稔：マツタケ，自然，8(10)：56～64，(1953)
Hamada, M.: Matsutake. Shizen, 8(10): 56～64, (1953)

3) ————：マツタケ日記 V，日菌報，11：81～86，(1970)
————: Diary of Matsutake. V. Trans. Mycol. Soc. Japan, 11: 81～86, (1970)

4) 本郷次雄：アカマツ林のキノコ類，マツタケ—研究と増産—，1964：53～60，(1964)
Hongo, T.: Larger fungi occurring in the forests of *Pinus densiflora*. Matsutake-1964: 53～60, (1964)

5) 衣川堅二郎：マツタケ発生林の環境，日菌報，V(1)：16～27，(1964)
Kinugawa, K.: Some informations on the environments of the habitat of *T. matsutake*. Trans. Mycol. Soc. Japan, 5: 16～21, (1964)

6) Masui, K.: A study of ectotrophic mycorrhizas of woody plants. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. B III(2)2 : 149～249, (1927)

7) 小川　真：森林土壌におけるマツタケ菌の生態，土と微生物，11：28～44，(1969)
Ogawa, M.: Ecology of *T. matsutake* in pine forest soil. Tsuchi to Biseibutsu, 11: 28～44, (1969)

8) ————：アカマツ林における菌根菌—マツタケ—の微生物生態学的研究　I，マツタケのシロ，林試研報，272：79～121，(1975 a)
————: Microbial ecology of mycorrhizal fungus, *T. matsutake* (Ito et Imai) Sing. in pine forest I. Fungal coloyny of *T. matsutake*. Bull. Gov. For. Exp. Sta. No. 272: 79～121, (1975 a)

9) ————：アカマツ林における菌根菌—マツタケ—の微生物生態学的研究　II，マツタケの菌根，林試研報，278：21～49，(1975 b)
————: Microbial ecology of mycorrhizal fungus, *T. matsutake* (Ito et Imai) Sing. in pine forest II. Mycorrhiza formed by *T. matsutake*. Bull. Gov. For. Exp. Sta. No. 278: 21～49, (1975 b)

10) ————：アカマツ林における菌根菌—マツタケ—の微生物生態学的研究 Ⅲ，マツタケのシロ土壌と菌根における菌類相，林試研報，293：105〜170，(1977)

————: Microbial ecology of mycorrhizal fungus, *T. matsutake* (Ito et Imai) Sing. in pine forest III. Fungal flora in Shiro soil and on the mycorrhiza, Bull. Gov. For. Exp. Sta. No. 293 : 105〜170, (1977)

11) 岡崎文彬：アカマツ林の実態調査と施業に関する考察，農林出版，(1957)

Okazaki, A.:Research and management of pine forest. Noorin Shuppan, (1957)

12) 相良直彦：アカマツ林に発生する肉質キノコ類の菌類社会学的研究，マツタケ—研究と増産，1964：61〜64，(1964)

Sagara, N.: Preliminary report on the sociological studies of fleshy fungi in *Pinus densiflora* forest of Japan. Matsutake-1964: 61〜64, (1964)

13) 田添　元：マツタケのシロに関する生態学的研究，マツタケ—研究と増産，1964：65〜83，(1964)

Tazoe, H.: Ecological studies on the fairy ring of Japanese pine mushroom. Matsutake-1964: 65-83, (1964)

Microbial Ecology of Mycorrhizal Fungus—*Tricholoma matsutake* (ITO et IMAI) Sing. in Pine Forest IV

The Shiro of *T. matsutake* in the fungal community

Makoto OGAWA[(1)]

Summary

The author reported the morphological features of the Shiro of *T. matsutake,* its growth and the age of Shiro[8)] and described the mycorrhiza and its distribution in the Shiro[9)]. Microbial florae in the Shiro soil and on the mycorrhiza were analyzed by the author[10)]. From these results it was known that this fungus inhabits in mineral soil with little organic matters and forms a mass of mycorrhiza with parasitic character, and that the mycorrhiza produces some antibiotics to exclude some soil fungi and most of soil bacteria from the inside of Shiro. Thus, the stable microbial community consisting of the specific fungal components is formed and extends radially with the growth of mycelium and mycorrhiza.

The Shiros of *T. matsutake* with such ecological characters have been formed with high frequency mainly along the ridges of hills or mountains in the western district of Japan, and the distribution in a certain area or stand is not homogeneous but relatively aggregative at some specific sites. It is however, impossible to learn the causes of such a irregular distribution of Shiros in one stand from the survey of terrestrial plant community. It is supposed from the previous works that the higher frequency of Shiro formation was caused by the abundancy of young pine roots with the activity to produce a number of fine roots, the simplicity in soil microbial flora and mycorrhizal fungi resulting from the poor accumulation of litter and the existence of suitable soil physical and chemical conditions for the mycelial growth.

In general, the Shiro formation in *P. densiflora* forests seems to begin in the 15 th to 20 th year after generation and finishes in the 40 th to 50 th year. About 20% of Shiro once formed disappears even in the young stage, but the others are able to survive under the ground extending outwards for several decades. In old stands more than 70 to 80 year old, most of Shiros are damaged by some antagonistic fungi or the lack of young roots, and disappears rapidly being deformed to the smaller mycelial masses. It is natural that the productivity of fruit body is proportional to the number of Shiro with high activity, but the annual productivity is apt to depend upon the precipitation and the soil temperature in the fall.

Most of *P. densiflora* forest at lower mountains have developed by natural regeneration after cutting, and the plant communities in these stands have been also changing with the growth of trees. It is certain that the soil microbial and fungal florae in the pine stand are changing with soil development, and the changes in a plant community. And also the Shiro of *T. matsutake* situates as one of the soil inhabitants and mycorrhizal fungi on the process of fungal succession in the forest ecosystem. Probably most of the higher fungi in pine forests

Received April 21, 1977

(1) Soil Survey Division

more or less exhibits similar ecological status and plays various roles among fungal components.

Asada[1] suggested that there was a succession in the community of higher fungi according to the ageing of pine forest, and that the frequency of Shiro formation depended upon the soil development and vegetation. Sagara[12] reported that the species composition of higher fungi in the old stand of *P. densiflora* was obviously different from that in the young stand. Hongo[4] and Kinugawa[5] recorded the florae of higher fungi occurring in the pine forest with *T. matsutake*. On the soil microbial florae in pine forest, Okazaki[11] and Tazoe[13] reviewed the studies comparing with the results of isolation from several stands of pine forests, but it was difficult from these results to recognize the differences between the soil microbes in the stand with *T. matsutake* and that in the stand without it.

The methods for the research of fungal flora as used in this work have been also applied to many stands having this fungus (unpublished), and some higher fungi have been utilized practically as the indicators to learn the changes of fungal flora and environmental condition. Therefore, the ecological studies on higher fungi and the correlation between fungi and other ecological components will become the essential parts of research of forest ecosystem. Paticularly for the purpose to cultivate this fungns in the field, it is essential to apprehend the ecological status of *T. matsutake* in the fungal community of pine forests.

1. Environments of research area a*

The pine stand used for this study was the typical one which has been changed to a pine forest with lower productivity as the result of human disturbance in urban areas. The stand is situated at the northern suburbs of Kyoto city, and the elevation is about 200 m. The research area was settled on the ridge of a small hill as shown in Fig. 1. The areas from ridge to slope were covered with *Pinus densiflora—Rhododendron reticulatum* stand, and that at the foot with *Quercus serrata* forest and *Cryptomeria japonica* or *Chamaecyparis obtusa* plantation.

The parent material of soil was gray chert, and the rugged topography like steps have been formed because of the erosion of surface soil. The soil moisture regime varied depending on the topography from ridge to valley, and the accumulation of litter and vegetation also changed continuously. The small hills were surrounded by streams and fields.

Soil : the soil profiles are shown in Fig. 2. The basal rocks were exposed in places around the ridge, and the soil was immature and relatively dry. The ground surface were covered with a little litter unevenly. There was a little A layer with organic matters, and mineral soil horizon, B horizon, was loam rich in gravels and dry and compact with low porosity. The type of soil on the ridge was the eroded soil, Er(α)-soil.

L–F : 1.5～2.0 cm thickness, undecomposed.

F–H : 0.5～1.0 cm thickness, dark brown to grayish brown, powdery, rich in fine roots, dry.

A : 1.5 cm thickness, brown, loam with gravels,loose granular structure, compact, mycelia and mycorrhizae were abundant, rich in pine root, dry.

B–C : 40～50 cm thickness, yellowish brown, loam with bigger gravels, poor in fine roots, compact, relatively dry, pH (H_2O) 4.8.

On the slope the soil was relatively mature and B_A-soil and the distribution of litter and decomposing substances was comparatively even.

L–F : 2～4 cm thickness, rich in roots of shrubs, compact with root net, mycelial mat and

* Amabukiyama, Sakyoku, Iwakura, Kyoto city.

strand were abundant.

H : 0.5～1.0 cm thickness, grayisy brown, the wet mycelial mat of *Rozites caperata* developed containing a number of hyphae and mycorrhizae.

A : 5～12 cm thickness, dark brown, loam rich in gravels, loose granular structure, loose with high porosity, rich in fine root, mycelia and mycorrhizae, pH (H_2O) 4.5.

B : 15～20 cm thickness, yellowish brown, loam rich in gravels, loose granular and nutty structure, loose with high porosity, relatively wet, pH (H_2O) 5.0.

B-C : loam with gravels, compact with low porosity, poor in roots, relatively dry, pH (H_2O) 5.0.

The soil in this stand was a typical immature and infertile soil, but in recent years it was recovering to fertile state as the result of diminishing human exploitation. This area has been producing the mushroom of this fungus at least since the 14 th century.

Vegetation : The age of pine trees was not uniform because of natural regeneration, and the average age was 75 year old in 1965. The thining and cutting of understory vegetation had been repeated until about 20 years ago, but shrubs have been customarily preserved without any disturbance in this stand producing the fungus.

The average tree height and the breast height diameter of pine trees on the ridge were 5.5 m and 6 to 20 cm respectively. The density of pine trees was about 2,500/ha on the ridge, but it decreased to about 2,000/ha on the slope. The tree heights of *Pinus densiflora* were 8 to 11 cm on the slope, and the breast height diameters were 20 to 30 cm. The growth of pine trees and shrubs became better towards the foot of the hill, but the density was reduced. The species composition of understory vegetation varied also from dry type on the ridge to the humid one on the slope. It is said that the density of understory vegetation has been becoming higher than that at about two decades ago. At present the tree height of shrubs reached to 3 to 4 m with high density.

On the ridge, *Juniperus rigida*, *Lyonia neziki*, *Ilex pedunculosa*, *Eurya japonica*, *Quercus serrata*, *Rhododendron reticulatum*, *R. macrosepalum* and *Vaccinium oldhami* were dominant following some dwarf shrubs. Lichen and some grasses were covering the ground surface at sunny places, and some dwarf *Rhododendron*, *Ilex*, *Vaccinium*, and *Rhus* were dominant at the places with thick litter layer.

On the slope, the shrubs in the middle layer showed higher density, and *Ilex pedunculosa*, *Quercus serrata*, *Lyonia neziki* and *Diospyros kaki* were dominant with the dwarf shrubs, *Ilex*, *Rhododendron*, *Eurya*, *Vaccinium* and so on, as the under layer. The forest floor was covered partly with *Mitchella repens*, *Epigaea asiatica*, *Pteridium aquilinum* and *Ilex crenata*. Near the valley, *Chamaecyparis obtusa* dominated in the middle layer, and the density in the forest floor vegetation reduced gradually downwards.

Shiro of *Tricholoma matsutake* : The Shiros of this fungus have reached to the older stage, and also the productivity of sporocarps have reduced abruptly in the recent decade. The active mycelial zones in most Shiros have been damaged by some antagonists, and the lack of pine roots had already disappeared. Therefore, the Shiros which are producing the sporocarps actively seem to be the survivors or fragments of old Shiros which had been formed mainly along the ridge in the young stage of this stand. There is no formation of young Shiros.

Higher fungi in this stand : The species composition and amount of fruit bodies in this stand were the usual and typical ones in the pine forests having this fungus in the Kansai

district. The mycorrhizal fungi inhabiting in H-A to A horizons, *Suillus bovinus*, *S. luteus*, *Cortinarius vibratilis*, *Tricholoma robustum*, *Sarcodon imbricatus*, *Lactarius rolemus*, *L. hatsudake*, *Ascocorynium vitellinum* and so on, dominated along the ridge. Shiros of some Hydnaceae, *T. robustum*, *S. imbricatus* and *Boletopsis leucomelas* occupied the flat on the ridge forming the mycorrhizae.

On the slope, some facultative mycorrhizal fungi and saprophytes, *Rozites caperata*, *Pulveroboletus ravenellii*, *Cortinarius collinitus*, *C. mucifluus*, *Cortinarius*, *Amanita*, *Russula*, *Polyporus confluens*, some Hydnaceae and so on were dominant in F to H-A horizons. *Mycana vulgaris* distributed almost all over the ground surface, and some litter decomposers, *Collybia*, *Mycena* and *Marasmius* were growing in the litter layer decaying the litters to white color. The fungal species composition varied with the change of vegetation continuously from the ridge to the slope.

2. Studies on the fungal community and its environmental factors in the pine stand

The quadrates for this research were settled in the old pine stand as shown in Fig. 1. Soil survey, the estimation on vegetation and fungal flora and other observations were carried out in these quadrates in detail. The fruit body occurring positions of *T. matsutake* had been marked and recorded for about 30 years by HAMADA[3)], and so the positions of occurrence and the Shiro could be traced. The Shiros of other fungi had been recorded for several years by the author.

Method

The subquadrate I and II, 10×10 m square, were used for this study. They were divided into 2×2 m unit squares with fixed strings. Samples for the estimation of the amounts of root and litter were collected from the outside of these quadrates.

a. The distribution of litter and the amounts of roots and litter

The thickness of A_0 layer was measured every 1 m points in the quadrates and drawn on the map like the contour line.

Sampling points of root and litter were selected from the places more remote than 1 m from pine tree and containing few shrubs. Litter and roots were collected by 30×30 cm square frame every 5 cm depth from A_0 to A layers continuously. A_0 layer was subdivided to L, F and H layers depending on the apparent process of decomposition. Plant roots in A_0 layer were extracted by hand, and the roots in A layer were collected after washing on sieves. The amounts of these roots were estimated after desiccation. These roots were identified and classified to the species.

In order to compare the amount of roots and litter among various stands, four pine stands with different ages, 70～80 year, 50～55 year, 25 year and 9～10 year stand, were selected.

b. Vegetation

Tree height and breast height diameter of every tree were measured, and the understory vegetation and standing positions of pine trees were recorded on the maps. The density of plant species means the number of plants in the 10×10 m square. The frequency means the percentage of the numbers of 2×2 m square plots containing a certain species to the total plot number.

c. **Fungal community**

The Shiros of *T. matsutake* were drawn on the vegetation map tracing the positions of old marks which showed the occurring positions. The sick soil zones inside the Shiro were also estimated as the territory belonging to this species.

The higher fungi occurring in the quadrates were collected and recorded through a year in 1967. Preliminary survey on the fungal flora had been done through the previous two years. In the rainy season of June, July, and autumn, the collection was carried out twice a week periodically. The fruit body occurring positions of every species were recorded on the maps, and their apparent occupied areas were calculated from the maps after the study on their ecological characters in the field. The soil, roots, mycorrhizae and mycelia of higher fungi were collected around the bases of fruit bodies for the ecological study of each species. The materials were testified under microscope after washing or dyeing. The characteristics of each species were described on their substrates, habitats, mycelia in soil, mycorrhizae host plants and so on.

Results and discussion

A. **The distribution of litter and the amounts of roots and litter**

a. **Distribution of litter**

Litter and organic matter covering the ground surface are not only the important substrates but also the main habitats for soil microorganisms in the forest. In general, the distribution and species compositions of soil microorganisms tend to vary with the amount of accumulated litter and the moisture regime in it, and the distribution of roots also depends upon the amount of litter and its decomposition. Therefore, the distribution of mycorrhizal fungi was ruled by the amount of litter indirectly. In the young stand where the Shiro formation happens most frequently, the ground surface of pine stand are usually covered with a little amount of litter, and the thickness of litter layer increases with forest age differentiating to L, F and H–A layers. According to such sequential changes in the formation of organic matter layer and the fluctuation of root amounts, the species composition of higher fungi and their distribution in a certain stand also change continuously in the process of succession in fungal community.

The thickness of A_0 layer was divided into four grades, 0～2, 2～4, 4～6 and more than 6 cm and represented with lines like contour lines. In plot I on the ridge, thin litter layer covered the ground surface unevenly, and the places with dwarf shrubs were covered with relatively thick A_0 layer. Under such infertile conditions, the A horizon was also thin and undeveloped. Colonies of some mycorrhizal fungi which have similar life type to that of *Tricholoma robustum* were formed there. The composition of litter layer varied with the vegetation on a small scale.

In plot II on the slope, most of the ground surface was covered with thick A_0 layer, and the thickness of litter layer reached to the maximum at the depression with *Ramaria botrytis*. Some fairy rings of *Hydnum repandum* were formed in F–H layer in the wet site of the plot. Litter layer was relatively thin around the center and margin of the Shiro.

In general, the distribution of litter is not even and homogeneous in such a mixed forest as pine stands, and the complexity of species composition of higher plants reflects the abundance of fungi and the complexity of fungal species composition. Moreover, the accumulation of litter in F layer of pine stand seems to be caused by dry condition of soil and, as a result,

to become a cause of the abundance of litter decomposing higher fungi.

b. **The amount of root**

Under such an infertile soil condition as in this pine stand, the distribution of fine roots is limited mainly in A_0 and A layers above 10 cm depth in the mineral soil horizon. Most of the fine roots of *P. densiflora* always turn to mycorrhizae soon after the initiation of growth. Therefore, the formation of Shiro of *T. matsutake* and its enlargement depends upon the amount of fine roots in surface layers and the frequencies of other mycorrhizal fungi belonging to the similar life type. Especially the amount of young leader roots which has the ability to produce the numerous fine roots through several years seems to become one of the major factors to support the normal Shiro enlargement.

The results of estimation of root amount are shown in Table 1. The samples for the estimation of root amounts in litter layer and A horizon were collected from the several stands with different ages as the following in order to compare.

1. 70- to 80-year-old stand in research area a. Shiros were old and fragmental. Three samples were collected from ridge and slope.
2. 50- to 55-year-old stand in research area b. Most of Shiros had reached to the stable stage and were enlarging. Five samples were collected at random.
3. 25-year-old stand in research area b. The formation of Shiro started, and several young Shiros were growing along ridge. Five samples were collected near the ridge at random.
4. 9- to 10-year-old stand in research area a. There was no Shiro found in this stand. Four samples were collected from the ridge at random.

On the ridge of the old stand 1, pine roots contained in the samples from A_0 and A horizon of 5 cm depth were few, and most of them had changed to mycorrhizae or withered lacking young leader roots. The weight of pine roots was 31.4% of the total weight of plant roots in A_0 layer and A horizon. Other plant roots were dominant in A_0 layer.

On the slope of the old stand 1, all of pine roots were growing in A horizon and reached to 29.1% of the total weight of plant roots. The root of *Chamaecyparis obtusa* was 17.8% of the total weight of roots.

In the middle age stand 2, A_0 layer showing the differentiation of L, F and H layers was thick, and the pine roots including a lot of fine mycorrhizae were growing up to F and H layers and were 21.9% of the total weight of plant roots. The weight of pine roots in A horizon of about 5 cm depth was 27.5% of the total weight of plant roots, and most of them were older or larger roots lacking the young fresh roots. The amount of roots in this stand was more than that in the stand 1.

In the young stand 3, the amount of undecomposed litter was abundant, but there was no formation of H layer. There were a few pine roots in A_0 layer. In A horizon, pine roots reached to 43.1% of the total weight of plant roots, and several leaders of pine root were obtained in 50×50 cm square frame. These young leaders with fresh lateral were 60% of the total weight of pine roots and were growing in the surface soil vigorously. It is probable that such a distribution of young leaders must be preferable for the Shiro formation.

In the youngest stand 4, there was no formation of H layer and little growth. The amount of pine roots was only 7.5% of the total weight of plant roots, but several young leader roots were growing in A horizon. Decomposed pine roots and other plant roots were plentiful in surface soil.

It is certain from these results that the quantity and quality of pine roots vary with

forest age, soil condition and the growth of trees especially in the surface soil affect the microbiological population or the species composition. In the young stand, the density of pine roots was relatively lower in the surface soil, but it increases according to the soil differentation and tree age. The density of young leaders reaches to the maximum at 20- to 30-year-old stand, and decreases since about 50-year-old. In the old stand with thick A_0 layer, most of the fine roots come up to F and H layers, and the amount of young leaders which are long lived and essential for the Shiro formation decreases abruptly in A horizon.

The frequency and aging of Shiros seems to depend mainly on the amount and distribution of young pine roots in surface soil. The Shiro formation is generally limited only in young stands less than 30 years, and the collapse of Shiros coincides with the decrease of young leader roots in A horizon. Moreover, the increase of some mycorrhizal fungi forming rhizomorphs in old stands may result from the accumulation of litter and the increase of fine roots in it.

B. **Vegetation**

Standing trees and shrubs were mapped out in Fig. 3, and the vegetations in the quadrates were shown in Table 2. The density means the number of plants in 10 m^2, and the frequency means the percentages of the number of 2×2 m plots containing a certain species to the total plot number in the quadrates.

The number of *Pinus densiflora* in the subquadrate I was 30 including 11 withering trees. Average of breast height diameter was 11.2 cm, average tree height 6.8 m, and the average of crowns in width 3.0 m. The growth of tree height seems to be stopped at the young stage because of the poor soil conditions. Most of larger roots were growing in surface soil layer in 5 to 10 cm depth and exposed in places. The growth of shoots and needles were depressed and dwarfed.

The frequency of pine trees was 76%, but that of living trees was only 44%. Most of the dwarf pine trees were oppressed and have been killed during the recent two decades. It is probable that the density of pine trees at the young stage of this stand was so high as to produce a lot of young roots and that the understory vegetation had been inhibited to grow because of the formation of a thick canopy of pine trees. Probably, under such a condition, the Shiro of *T. matsutake* could be formed with high frequency in the subquadrate I. At present, the Shiros were, however, diminishing abruptly because of the decrease in the density of pine trees, the invasion of shrubs and the accumulation of litter following it.

The number of pine trees in the subquadrate II was 29 including 13 dead trees. The average tree height was 10.5 m, the average breast height diameter 16 cm, and the average width of crowns 4.5 m. The growths of shoot and root in A_0 layer were better than those in quadrate I. The frequency in the subquadrate II was 68%, and that of living ones was 40.8%. Some of the dwarf pine trees growing in the Shiro of this fungus were withering or dead, but the bigger ones had not been killed by this fungus. Small pine trees growing in the Shiro of *Ramaria botrytis* had been mostly killed. The understory vegetation flourished in this quadrate because of the increase of radiation with the withering of pine trees.

The increase of withering trees might become a cause of the diminishing of young pine roots in surface soil, and the increase of dead pine roots resulted in the flourishment of saprophytes which may possibly become harmful to this fungus in soil. Therefore, the productivity of fruit bodies and the vitality of Shiros in a certain stand are actually able to be presumed with the surveys on the forest age, soil conditions, vegetation and the density and growth of

subquadrates were 22 species. The number of species increased in II including some rare species, and the number of plants, especially trees higher than 2 m, became about twice in II. The species with high frequency more than 60% were *J. rigida*, *I. pedunculosa*, *R. reticulatum*, *R. macrosepalum*, *S. china* and *Rhus trichocarpa* in I. Those in II were *J. rigida*, *I. pedunculosa*, *E. japonica*, *R. reticulatum*, *R. macrosepalum*, *S. china* and *Rhus trichocarpa*. So, it seems that the vegetation types in both sites were almost the same, and that the dominant species are changing from *Rhododendron* species to *Ilex* or *Eurya* species depending upon the sequential changes of soil conditions along the slope. Such differences on the vegetation between two subquadrates must affect the species composition of higher fungi and soil fungi in this stand.

C. **Fungal flora**

The Shiro of *T. matsutake* in the quadrate and the map of territories of higher fungi in I and II are shown in Figs. 4 and 5. The amounts and occupied areas of higher fungi in the subquadrates and their ecological characters are represented in Tables 3 and 4.

a. **Shiro of *T. matsutake***

Ten Shiros of this fungus could be traced in the quadrate, 900 m², but the fruit body production had ceased for recent several years. As above described, the Shiro of *T. matsutake* had been formed mainly along the ridge, and the number decreased towards the slope. It was said that some round fairy rings and some confusing Shiros could be observed until two decades ago, but at present the production of fruit body has been rather rare near the ridge. The parts surrounded by oblique lines had once been occupied by this fungus and now changed to the sick soil. These parts reached to about 40% of the quadrate.

On the slope with low frequency of Shiros, some larger Shiros could be recognized. If the frequency of Shiro formation was low in a certain area, the Shiros could normally enlarge and form a round Shiro. Moreover, the term to produce the fruit bodies would become longer in such a Shiro. The larger Shiro on the slope had reached the collapsing stage and was separating into smaller colonies, being damaged partly. As a whole, the productivity of fruit body had been reducing year after year.

In the subquadrate II, the Shiro *Ramaria botrytis* had occupied most of the area, and there was no Shiro of *T. matsutake*.

In general, the Shiro of *T. matsutake* seems to have been formed frequently on the concaved flat or on the smaller terrace where the mineral soil has been apt to be exposed in the young stage of forest generation. The term producing the fruit body, however, became shorter when the Shiros have been formed densely in a narrow area, though the number of fruit bodies being produced in a year increases, because the mycelial zones disappear with the fusion of Shiros soon after Shiro formation.

On the other hand, the term of production become longer, and the Shiro is more stable than in the former case when the Shiros have been formed sparsely under relatively fertile soil conditions, though the number of fruit bodies produced in a year is less than in the former but constant.

The largest Shiro in the quadrate was situated on the slope, and the diameter reached to about 9.5 m. The smallest Shiro in the subquadrate I has been recorded by HAMADA[3] as Ring A for 30 years, and its diameter was about 4.5 m. The enlargement of these Shiros has stopped or been retarded for the recent several years.

HAMADA[2] reported that the annual growth of width of mycelial zone in Ring A was approximately 10 to 12 cm per year, estimating the distances between fruit body occurring positions

through several years. On the older Shiro in research area a, the translocation of the front of Shiro was only 25 cm from 1964 to 1967, and the actual mycelial growth width was about 8 cm a year. However, the annual growth of mycelial zone was about 15 cm a year on the younger Shiro in research area b. It is certain that the annual growth width of the mycelium in soil is very variable depending on the age of Shiro, climatic conditions, soil conditions or the quantity and quality of pine roots.

Strictly speaking, it is impossible to estimate the term necessary for the fruit body production since the mycorrhiza formation in the field. In pure culture, the mycelium grows about 2 cm a month. If the Shiro starts to grow from a mycorrhiza and the mycelium can grow for six months vigorously a year, at least it will take 3 to 5 years for the Shiro to become full size for the production of fruit bodies. Because it is necessary for the production of a fruit body that the soil mass containing the mycelium and the mycorrhiza compactly has reached to 1,000 to 2,000 m*l*[8]. Moreover, the older mycelium inside the Shiro must be consumed regularly year by year.

The ages of Shiros can bc estimated from the radii of Shiros and the annual growth widths. The time when the Shiro were formed can be presumed from the minimum and maximum ones in the stand.

The formula to calculate the age of Shiro is as follows; A: the age of Shiro. r: the radius of Shiro. $f(t)$: annual growth width. a: years from the mycorrhiza formation until the fruit body occurrence. b: constant, years from the actual Shiro formation in the stand until the formation of the maximnm one. A: the Shiros have been formed densely on the ridge at early stage and disappeared in the old stand, several years should be added to the age of the maximum one. A': the age of the Shiro which was formed earliest in the stand. A'': the age of the maximum one at present. A''': the age of the minimum one. B: forest age. B': the forest age when the Shiro formation had started. B'': the forest age when the Shiro formation had finished. C: the term of Shiro formation.

$$A=\frac{r}{f(t)}+a \qquad \cdots\cdots ①$$

$$A'=A''+b \qquad \cdots\cdots ②$$

$$B'=B-A' \qquad \cdots\cdots ③$$

$$B''=B-A''' \qquad \cdots\cdots ④$$

$$C=B'-B'' \qquad \cdots\cdots ⑤$$

$f(t)$ seems to be 10 cm in average in this case. The forest age in this stand was 75 years old. The radius of the minimal Shiro in this area was 2.25 m, and the age seemed to be 27 years old, being formed at 48 years old of forest age. The maximum Shiro was 4.75 m in the radius, and the age was about 52 years old. The Shiro seems to be formed at 23 years old of forest age. Therefore, the Shiro formation in this area seems to have begun at the age of 18 to 20 years old, and to have ended at 48 to 50 years old of forest age, because there were the earlier Shiro formation on the ridge. In general, the frequency of Shiro formation researches to the peak at 20 to 30 years old stand. After that, the frequency gradually decreases, and the Shiro formation becomes very rare at the age more than 30 years.

Fruit body production depends on the annual climatic conditions, especially temperature in soil and precipitation from summer to fall, but the quantitative fluctuation of fruit bodies corresponds naturally to the increase and disappearence of Shiros for a long period.

From 1963 to 1965, a few fruit bodies were produced sporadically from the shadowed parts

in Fig. 4, and the production in this Shiro was reducing year after year. The occurrence of fruit bodies on the ridge was rare and irregular because of the fusion among older Shiros, and the disappearence of the active mycelial zones.

In the subquadrate II, the frequency of Shiro was 68% including the decaying parts, but that of fruit bodies was only 4% in 1967. The occupied area of the Shiro in I was 25 m^2 and reached to 25% of the total area. If the mycelial layer is about 12 cm depth, the mycelium of this fungus has occupied approximately 3 m^3 of soil mass in the 200 m^2 plot.

When the mycelium and mycorrhiza are growing actively along all of the margins of Shiros, it is supposed that most of the soil fungi and soil bacteria have been excluded from the territories of 6.1 m^2 and 0.72 m^3.

In the subquadrate II, there was no formation of the Shiro because of the preoccupancy of the Shiro of *Ramaria botrytis.*

The existence of such large and perrenial colonies of higher fungi must affect the soil fungal flora and the community of higher fungi as previously mentioned[10]. So, it must be essential for the soil microbiological study in forest ecosystem to investigate the fungal flora of higher fungi and the existence of these Shiros macroscopically. Actually, the community of microorganisms in natural field consists of various components with different life types and scales, and each component plays an important role to develop and to keep the microbial community. Therefore, the ecological and physiological characters and life types of each species, strictly speaking, should be investigated before the ecological study of fungal community.

b. **Higher fungi**

The species and their ecological characters of the higher fungi occurring in this stand are represented in Table 3.

1. Morphological features of mycelia in soil. Colony: small mycelial mass without rhizomorph formation, short lived. Mat: larger mycelial mass, perrenial. Strand: smaller mycelial mass with the undeveloped rhizomorph. Rhizomorph: smaller mycelial mass being fixed to the specific substrates and forming well developed rhizomorph.

2. Color. the colors of mycelia and rhizomorphs.

3. Function. S: saprophyte. M: mycorrhizal fungi. S-M: mycorrhizal fungi with saprophytic activities. Pa: parasite.

4. Ecological features of mycorrhizae. A: the mycorrhizae massively or radially formed by parasitic mycorrhizal fungi. Witches' broom, elongated pinnate or big coralloidal type. B: the mycorrhizae formed massively along roots or at the spots. Fork, rod or coralloidal type. C: the mycorrhizae were formed sporadically. Fork, pinnate or rod type.

5. Habitat. L: fresh litter layer. F: raw humus layer. H: humus layer. A: the soil horizon rich in organic matter, A horizon. B: B horizon.

6. Occurrence. Sporadic, gregarious and ring : fairy ring.

These characters as described in Table 3 are the normal ones under usual conditions though they are variable depending on the environmental conditions.

The species number collected from the subquadrates I and II was 26 in 1967, but that collected since 1965 was 36. The amount of fruit bodies, frequencies, densities and occupied areas are represented in Table 4.

The frequencies of *Mycena vulgaris* were 100% in both subquadrates, and the amount of sporocarps was more in II than in I. The percentages of occupied areas were 11% in I and 24% in II. The sporocarps of *Mycena vulgaris* were produced irregularly on the fresh leaf

litter of broad leaved trees after rainfall from September to October. The transparent or grayish white mycelia without any kind of rhizomorphs grow like spots on the leaves. This species seems to be specific for some evergreen tree leaves in *Pinus densiflora.*

Mycena pura were occurring sporadically in this stand, and the densities and the percentages of occupied areas were low. The white or brownish white mycelial mat with mycelial strands grow in F layer and decomposes litter, turning to white color. The sporocarps are produced in the rainy season.

Collybia peronata was collected only from II, and its frequency was 24%. Usually this species forms the larger colonies in L and F layers, decomposing fresh litters and exhibits white rot. The undeveloped mycelial strands are formed at the margin of colonies. This species is dominant in the litter layer of the stand with thick A_0 layer.

Galerina vittaeformis occur always accompanied with mosses in I. This species was rare in this stand.

The unidentified species of *Mycena* was 44% in the frequency and 0.75% in the percentage of occupied area in I. The ecological characters of this fungus were close to those of *Mycena vulgaris.*

Suillus bovinus produced the sporocarps gregariously at two places in I and one place in II. This species accompanied often with *Gomphideus rutilus,* but it was impossible to identify the mycelia of two species in the soil. The habitat was fixed to the same places for several years. Although the percentage of occupied areas was relative in 1967, it might be higher considering the abundance of the mycelium and mycelial strands of this species in F to H layer.

Suillus bovinus forms the light brown mycelial mat with the undeveloped mycelial strands and inhabits mainly in F to H layer, forming the yellow forkshaped mycorrhizae. The mycelial strands grow along the young roots of pine also into H layer and A horizon. The pure cultured mycelium exhibits the slight activities to decompose cellulose.

Gomphideus rutilus produced only a fruit body in I, and it was impossible to trace the mycelium and mycorrhiza in the soil. It is probable that this fungus keeps a symbiotic relation with *Suillus bovinus.*

Cortinarius vibratilis in I was 52% in the frequency, 49 in the number of sporocarps and 5.87% in the percentage of the occupied areas. In II, this species was 40% in the frequency, 26 in the number of sporocarps and 1.5% in the percentage of occupied areas. This species forms white mycelial mat with undeveloped mycelial strands and inhabits in F layer, forming the mycorrhizal mass. This species forms the mycorrhizae of fork and rod shapes with *Pinus densiflora* and *Quercus serrata* roots. The sporocarps are produced sporadically in the fall.

Cortinarius bovinus produced the fruit bodies gregariously in I and II. The territories could be identified easily by the white mycelial mat with the undeveloped mycelial strands and mycorrhizal mass which consisted of the cluster of fork shaped mycorrhiza in F–H layer.

Cortinarius sp. 1 which exhibited similar ecological characters to *Cortinarius bovinus* was collected from I and II. This species occurred in I.

The percentage of occupied areas of *Cortinarius* sp. 3 was 0.5% in II. This white mycelium with fine mycelial strands grows along the roots of deciduous trees forming the coralloidal mycorrhiza.

The sporocarps of *Lactarius rolemus* were produced in both I and II sporadically. The white and transparent mycelial mat without any mycelial strands grows in H–A layer form-

ing the small colonies. The mycorrhizae on pine and deciduous tree roots were fork or coralloidal shapes.

A sporocarp of *Tricholoma robustum* was collected from I. Usually the production of fruit bodies was one month later than that of *T. matsutake*. This fungus forms the Shiro with the ectomycorrhiza and thick mycelial mat in H layer to A horizon and the sporocarps occur making fairy rings or lines. The mycorrhiza is the elongated fork and pinnate shapes. This fungus seems to be one of the antagonists against *T. matsutake*, because the Shiro of *T. matsutake* has been partly invaded by this fungus.

The frequency of *Tricholoma flavovirens* was 8% and the occupied areas were small in I. This species forms small colonies of yellowish white mycelium with yellow mycelial strands in H-A layer. The mycorrhiza is fork shape and bares the yellow fungal sheaths. The host plant is *Pinus densiflora* in this stand.

The sporocarps of *Lyophyllum carbonarium* occurred inside the Shiro of *Ramaria botrytis* and along its occurring position. The frequency was 12% in II. It was impossible to trace mycelia of this fungus in the soil. Probably this fungus may be parasitic against *R. botrytis*.

Rozites caperata appeared in I and II. The frequency was 20%, and the number of sporocarps was 15 in I. The frequency was 12% and the number of sporocarps 12 in II. The percentage of occupied areas in II was higher than that in I. The occurrence of fruit bodies was gregarious. The colonies of grey mycelium are formed in H layer, and the thick mycelial mat is very humid and acidic. The fine roots of *P. densiflora* and some deciduous trees become the ectoendo mycorrhizae in the mycelial mats. The sporocarps occurs at the end of autumn under low temperature.

Ramaria botrytis formed the circular Shiro with about 9 m diameter in II, and produced 20 fruit bodies making the fairy ring in 1967. The annual growth width of the mycelium was about 15 cm. So, the Shiro seems to have been formed 30 to 35 years ago. It was probably the time after the Shiro formation of *T. matsutake*. The percentage of the occupied areas was 30.75%. There was the occurrence of other fungi inside the Shiro. There was no fruit body occurrence from the parts where the sporocarps of *Lyophyllum carbonarius* were produced.

The Shiro of *R. botrytis* is formed in A and the upper layer of B horizon, and the mycelial mat is relatively thin and shallow, usually 3 to 5 cm in depth and 10 to 15 cm width. On the margin of Shiro, the yellowish white mycelium with the undeveloped and flat strands grows radially forming the pinnate type mycorrhiza with the root of *P. densiflora*. Inside the Shiro, the decaying mycelia turn to a grey powdery structure.

The mycorrhiza which is formed in the mycelial mat is the ectomycorrhiza without the formation of thick fungal sheaths. The older mycorrhiza inside the Shiro is turning to black color and detaching from the mother roots.

A few sporocarps of *Polyporus confluens* occurred in II, and the percentage of the occupied areas was 4.5%. This species forms the fairy ring and the Shiro in H to A layer. The active mycelial zone with white mycelial strands was 5 cm depth and about 10 cm width, and the mycelium inside the Shiro became white powdery structure. This species is one of the saprophytes decomposing the blackened litter in pine forests. Sometimes, this fungus forms the big Shiro with the diameter more than 10 m in older pine forests. The Shiro in II seems to have been formed at the same time when that of *R. botrytis* was formed.

Hydnum repandum var. *album* in II was more abundant than in I, and the occupied areas

became 2.7% of the total area. This fungus forms the small and circular Shiros in F and H layers. The Shiro seems to be short lived, because there are few Shiros with the diameter more than 30 cm. The white mycelial mats consisting of fine mycelial strands are shallow and distribute sporadically. This fungus is the saprophyte to decompose the brown litter.

The sporocarps of *Calodon zonatus* was few in I. This fungus prefers to inhabit at the places without litter layer. It is uncertain whether the species is parasitic or mycorrhizal.

The number of sporocarps of *Ascocorynium vitellinum* in I was more than that in II, and the percentage of the occupied areas in I reached to four times in II. This fungus is usually abundant in older pine stands and prefers to inhabit along the ridge with infertile soil. The sporocarps are produced gregariously in the late autumn. The Shiro is irregular and shallow in mineral soil layer, and the territory is restricted in H-A layer. The active mycelial layer looks bluish-grey color, and the depth was only 2 to 3 cm. The mycorrhiza is brown color and coralloidal ectomycorrhiza is covered with sparse fungal sheaths.

There was no fruit body production os *Sarcodon imbricatus* in both subquadrates, but a few sporocarps had been collected from I in 1965. This fungus forms the Shiro consisting of the grey fine mycelial strands and the mycorrhiza close to that of *T. robustum*. This fungus inhabits in H-A layer and produces the sporocarps gregariously. The growth of Shiro of *T. matsutake* has been depressed by the Shiro of this species.

From these results it is certain that the fungal flora varies continuously from I to II depending on the topography, soil conditions and vegetation, though the subquadrates I and II situated closely on the slope and the differences between them are slight apparently.

Mycena vulgaris distributed almost homogeniously in the fresh litter layer of I, and *Cortinarius ribratilis* and *Suillus bovinus* were dominant in the F layer. *Lactarius chrisorrheus* and *Rozites caperata* occupied the most parts of wet site in H-A layer, and *Tricholoma matsutake, T. robustum* and *Ascocorynium vitellinum* were dominant in A and B layers.

In the subquadrate II, *Mycena vulgaris* was abundant in the fresh litter layer, and *Cortinarius ribratilis* and *Cortinarius bovinus* were dominant in F layer. The Shiros of *Rozites caperata, Lactarius rolemus, Hydnum repandum* var. *album* and *Polyporus confluens* distributed widely in H layer, and the Shiro of *Ramaria botrytis* occupied most of the area in A and B horizons.

On the habitats of these higher fungi, the number of species inhabiting in H-A, A and B horizons was more in I than in II. In II and at the stand near the foot of the hill, the inhabitants in A_0 layer increased according to the accumulation of litter on the forest floor and the relatively high humidity. The species number of saprophytes in II was more than that in II remarkbly. The fungal flora on the slope was changing to the saprophyte dominant type, because the saprophytic fungi inhabiting A_0 layer became dominant usually depending on the aging of stand.

The species number of mycorrhizal fungi was a little more in I than in II, and the mycorrhizal fungi with parasitic characters were dominant in I. They were *T. matsutake, T. robustum, Sarcodon imbricatus* and *Ascocorynium vitellinum* and exhibited the common life type to each other. On the other hand, the mycorrhizal fungi with saprophytic properties were dominant slightly in II.

The species composition, species number and the amount of sporocarps produced varies depending on the development of litter layer and the changes on the amount and distribution of roots. The fungal succession in the stand progresses with the forest aging gradually[1)12)]. In general, the mycorrhizal fungi with parasitic characters and parasites migrate into the

youngest stand of *P. densiflora* and become dominant among root infecting fungi. And then the species number of some litter decomposers and the mycorrhizal fungi with slight saprophytic activities increases in the young stand where the ground surface has been covered with litter. In the older stand with the differentiated litter layer, the saprophytes become dominant alternating with mycorrhizal fungi. However, the fungal flora similar to that in the young stand remains sometimes at the places with immature soil conditions even in the older stands. Probably the fungal succession in pine forest corresponds with the progress of soil development on the forest floor and the fluctuation of the amount of roots.

The species number of the fungi making larger colonies increased in II remarkably, though those of smaller colony formers were almost the same in both subquadrates. Moreover, the rhizomorph formers were rare in this quadrate comparing with the abundancy in the stand near the mountain foot with fertile soil. This may reflect the stability and simplicity on the microbial flora for a long time in A_0 layer.

Generally speaking, the differences on the fungal florae between I and II seem to be negligible macroscopically, but the frequency of Shiro formation of *T. matsutake* and the growth of them must have been ruled by such a minute or slight differences on the microbial flora in the young stage of the stand. Therefore, *T. matsutake* which is mycorrhizal, soil inhabiting and Shiro forming fungus takes part in the succession of soil microorganisms competing with antagonists and occupying its own territory.

The map of the distribution of higher fungi in the quadrate is shown in Fig. 5. There were recognised the segregations among the territories of the fungi which utilized the same substrate and occupied the same habitat forming the undeveloped rhizomorphs. The Shiro of *T. matsutake* competed always against those of *Ascocorynium vitellinum, Sarcodon imbricatus, T. robustum* and *Ramaria botrytis*, and it was damaged by them and sometimes disappeared.

There were recognised the competition among the territories of the fungi which utilized the same substrate but inhabited different habitats to each other forming the same type of Shiro. For example, the Shiro of *T. matsutake* was segregated from those of *Suillus bovinus, Tricholoma flavovirens, Rozites caperata, Polyporus confluens, Calodon zonatus* and *Lactarius rolemus.*

There were recognised the antagonism among the Shiros of fungi which utilized the different substrates and inhabited the same habitat, but there was no competition among the fungi with the developed rhizomorphs, even if they took the same substrate. There was recognised no antagonistic behavior among the fungi with completely different life types. And the Shiros of larger and perrenial colony formers have been protected against the antagonists for a longer term, seen in the colonies vigorously growing.

As above described, many mycorrhizal fungi forming the Shiros in soil and the litter decomposers forming the larger colonies in A_0 layer can be listed up as the antagonists against *T. matsutake*; *Tricholoma* species forming the Shiro in mineral soil horizons, *Ramaria* species, *Sarcodon, Calodon, Boletopsis*, several species of *Polyporus*, several species of Boletaceae inhabiting in soil, *Russula* species forming the Shiro or thick mycelial mats, and a few species of *Lactaris* in soil.

The Shiro of *T. matsutake* exhibits the highly adapted life type in pine forests. This fungus inhabits in the mineral soil horizon where the stability of microbial community has been maintained and gets the nutrients from the mycorrhiza of which growth coincides with the growth pattern of mycelium. Moreover, many harmful or useless for this fungus have been excluded from the inside of Shiro by antibiotic substances produced from the mycorrhiza,

and the purity or simplicity of microbial flora inside the Shiro has been kept by the formation of sick soil and the desiccation of soil. Therefore, it seems that the ecological nitche of this fungus in pine forests is one of the most stable Shiros among those of higher fungi, and that the existence of the Shiros indicates the stability of microbial community and the composition of soil microbes.

On the other hand, the distribution of higher fungi in a certain area is always heterogeneous, and the microbes other than higher fungi also inhabits heterogeneously in soil occupying their own territories and affecting each other. And such a heterogeneous microbial community in soil are fluctuating ceaselessly. Therefore, it is necessary for the ecological studies of soil microorganisms in forest ecosystem to visualize the heterogeneous distribution by means of higher fungi and to clarify the causes of such a heterogeneity. For the researches of fungal ecology it will be helpful to introduce the concept of Shiro as a unit of fungal life or territory in the field. This term, Shiro, will be able to be adopted not only to the colonies of higher fungi but to the small colonies of soil fungi as well.

Shiro can be defined as follows: In a broad sense Shiro means the territory of a certain fungus in the field and the closed microbial community or domain led by a certain species which protects its own life affecting to the other components and accompanying them. Practically, it means colonies or mycelial mats without any developed rhizomorphs, and the sporocarps are produced making fairy rings or gregariously from them.

Forest ecosystem has offered suitable conditions for the perrenial higher fungi. In forest, the substrates for microorganisms have been supplied constantly every year from leaf litters and wood and through plant roots. There has been little fluctuation on the supply of substrates and also the disturbance of forest floor by animals. In general, the environmental conditions in the mature stands are relatively stable without abrupt changes. So, the species composition in the forest ecosystem must be limited to definite patterns corresponding with the plant communities. The accumulation of litter and the ceaseless generation of fine roots cause higher fungi to promote the migration and flourish. It is considered that the higher fungi have been adapted to such stable environments and evolved in it, and that the abundancy of higher fungi is the most eminent characteristic of forest microbial community.